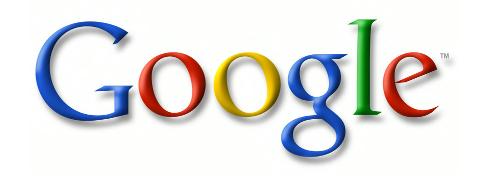
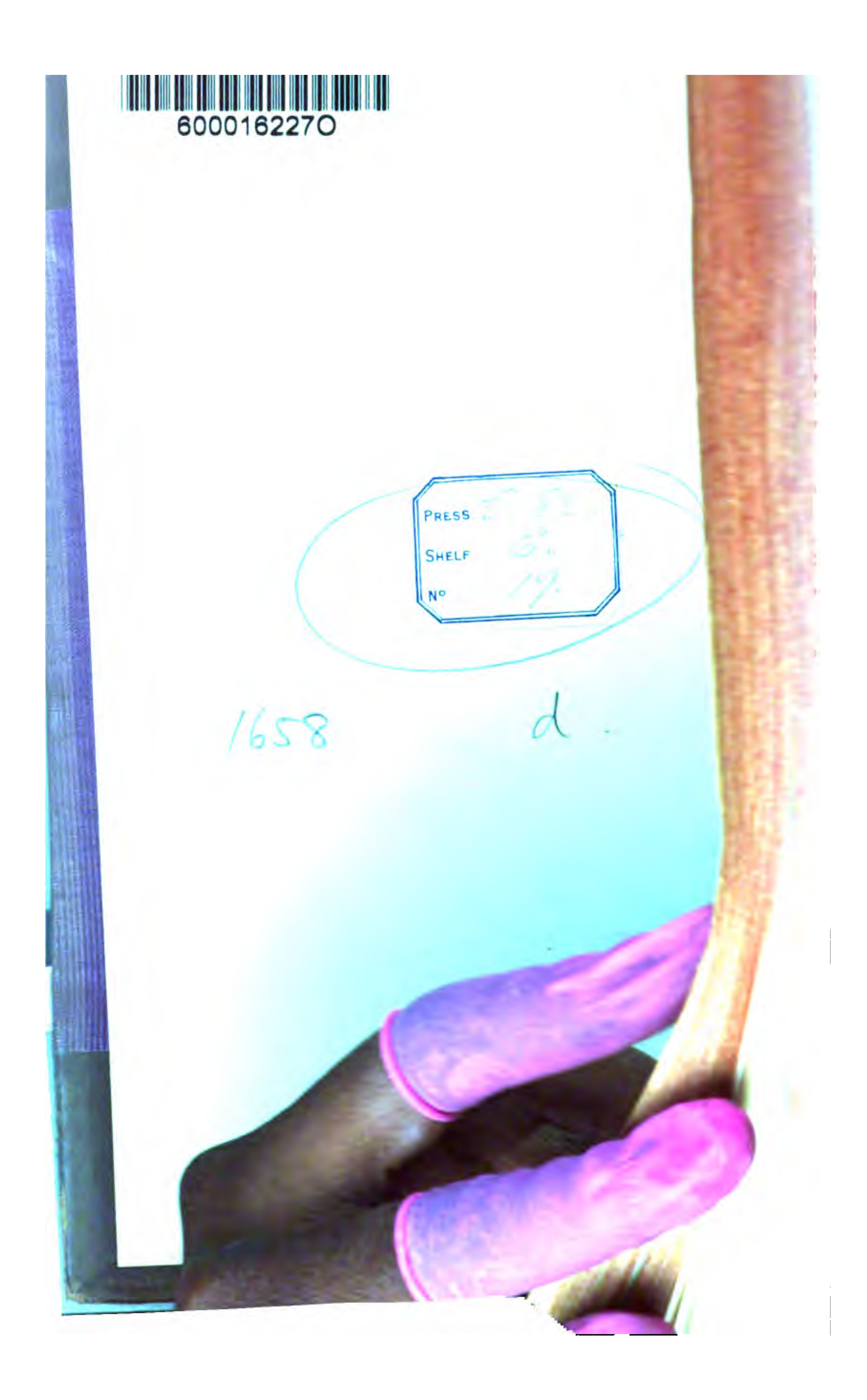
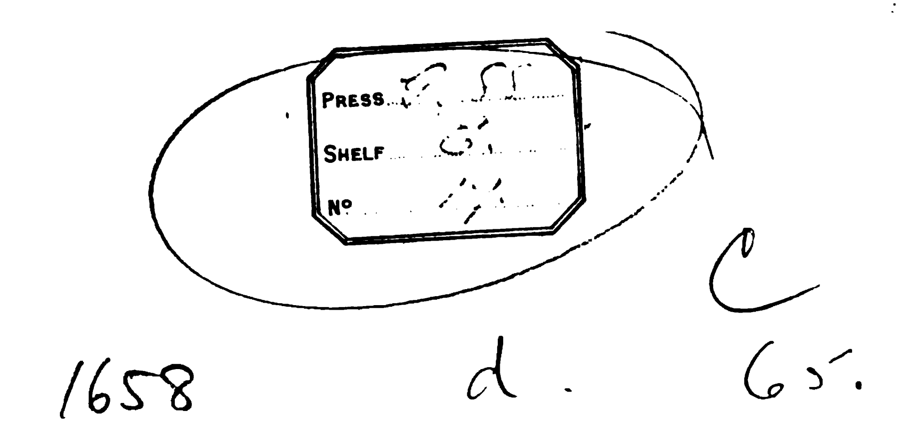







600016227O
PRESS
SHELF
Nº 19.
1658 d.




PRESS
SHELF
No

GRUNDRISS

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

VON

CARL GEGENBAUR,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND DIRECTOR DER ANATOMISCHEN ANSTALT ZU HEIDELBERG.

ZWEITE VERBESSERTE AUFLAGE.

MIT 356 FIGUREN IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1878.

VORWORT ZUR ZWEITEN AUFLAGE.

Seit ich die Umarbeitung meiner Grundzüge der vergleichenden Anatomie in die erste Auflage dieses Grundrisses ausgeführt habe, ist eine Erweiterung und Sicherstellung unseres Wissens auf fast allen Gebietstheilen jener Disciplin in so reichem Maasse erfolgt, dass die Herstellung einer zweiten Auflage des Grundrisses mir als keine leichte Aufgabe erscheinen durfte. Ich habe mich derselben jedoch mit Freude unterzogen; boten sich doch so viele Zeugnisse für das Eindringen der Entwickelungsidee in die anatomische Forschung! Scheint sich damit die Bahn zu ebnen, auf welcher die Wissenschaft gedeihlich fortzuschreiten vermag, so ist die Strecke des zurückgelegten Weges doch nur kurz, im Vergleiche zu jener die unabsehbar vor uns liegt. Jede Lösung einer Frage wirft deren wieder neue auf, und setzt Anderes in Fluss, was vorher eine bestimmtere Gestalt gewonnen zu haben schien. Daraus erwachsen bedeutende Schwierigkeiten für eine mehr zusammenfassende Darstellung wie sie ein Lehrbuch bieten soll. Ich war bestrebt diesen Schwierigkeiten so viel als möglich aus dem Wege zu gehen, wo ich sie nicht überwinden konnte. Manches blieb unverändert, weil die darauf bezüglichen Untersuchungen eine gründliche, in ihrer concreten Form noch nicht übersehbare Umgestaltung in Aussicht stellten.

In der Anordnung des Stoffes habe ich Einiges modificirt. Dass ich die Brachiopoden von den Mollusken schied und als selbständigen Thierstamm behandelte, dürfte nicht zu tadeln sein. Es ist

auch mehr eine äusserliche Neuerung, da ich bereits in den »Grundzügen« die bedeutende Verschiedenheit jener von den »übrigen Mollusken« hervorgehoben hatte. Ein ähnliches an den Tunicaten ausgeübtes Verfahren bedarf heutzutage gleichfalls keiner speciellen Rechtfertigung.

Eine concisere Darstellung gestattete einige Vermehrung des thatsächlichen Inhaltes ohne nennenswerthe Vergrösserung des Umfanges. Freilich konnte dabei nur das, was mir als Hauptsächliches erschien, Berücksichtigung finden, und vieles, selbst wichtiges Detail fand an dem durch die Bestimmung des Buches gegebenen Umfang seine Schranke.

Frühere Fehler zu verbessern, auch einigen formalen Mängeln abzuhelfen war ich bemüht. Was von beiden sich forterhielt oder etwa neu sich einschlich, wird bei den sowohl der Ausdehnung unserer Wissenschaft als auch mit dem Zwecke meiner Aufgabe vertrauten Fachgenossen eine billige Beurtheilung finden. Ihnen hoffte ich zu genügen, und werde damit für die Mühe der Arbeit entschädigt sein.

Heidelberg, im November 1877.

C. Gegenbaur.

INHALTSVERZEICHNISS.

Dritter Abschnitt. **Würmer.**

Vierter Abschnitt. **Echinodermen.**

Fünfter Abschnitt. **Arthropoden.**



Einleitung.

Begriff und Aufgabe der vergleichenden Anatomie.

§ 1.

Das Gebiet der Wissenschaft, welche die organische Natur zum Gegenstande ihrer Untersuchungen hat, zerfällt nach den beiden organischen Naturreichen in zwei grosse Abtheilungen, in Botanik und in Zoologie. Beide Disciplinen bilden zusammen die Wissenschaft von der lebenden Natur: Biologie. Sie sind insofern enge mit einander verbunden, als die Erscheinungen im Thier- wie im Pflanzenreiche auf gleichen Grundgesetzen beruhen, und Thier und Pflanze bei aller Verschiedenheit der specielleren Einrichtungen gemeinsame Anfänge besitzen und im Haushalte der Natur in innigen Wechselwirkungen stehen.

Innerhalb der beiden genannten Disciplinen sind mehrfache Arten der Forschung möglich, aus denen neue Disciplinen hervorgehen. Das Gebiet der Botanik zur Seite lassend, verfolgen wir jenes der Zoologie in seine ferneren Gliederungen. Die Erforschung der Leistungen des Thierleibes oder seiner Theile, die Zurückführung dieser Functionen auf elementare Vorgänge und die Erklärung derselben aus allgemeinen Gesetzen ist die Aufgabe der Physiologie. Die Erforschung der materiellen Substrate jener Leistungen, also der Formerscheinungen des Körpers und seiner Theile, sowie die Erklärung derselben aus dem logischen Zusammenhange jener, ist die Aufgabe der Morphologie. Physiologie und Morphologie besitzen somit verschiedene Aufgaben, wie auch ihre Methoden verschieden sind; für beide aber ist es nöthig, selbst auf getrennten Wegen, sowohl einander als auch das gemeinsame Endziel im Auge zu behalten, welches in der Biologie gegeben ist.

Die Morphologie gliedert sich wieder in Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Wie erstere den vollendeten Organismus zum Untersuchungsobjecte hat, so besitzt letztere den werdenden Organismus zum Gegenstande ihrer Forschung.

Die Anatomie selbst kann in eine allgemeine und specielle getheilt werden. Die allgemeine Anatomie beschäftigt sich mit den Grundformen der thierischen Organismen (Promorphologie), und den aus jenen

hervorgehenden Formerscheinungen. Die specielle Anatomie nimmt die organologische Zusammensetzung des Thierleibes zum Gegenstande. Einen ihrer Zweige bildet die Histiologie, Gewebelehre, als Lehre von den Elementarorganen des thierischen Körpers.

Die Entwickelungsgeschichte erläutert aus dem Verfolge des allmählichen Werdens die Complicationen der äusseren und inneren Organisation, indem sie dieselbe von einfacheren Zuständen ableitet. Die Veränderungen der Organisation können aber sowohl im Entwickelungsleben des Individuums als in der Reihenfolge der Organismen verfolgt werden. Auf ersteres erstreckt sich die gewöhnlich als Entwickelungsgeschichte (Embryologie) bezeichnete Disciplin, die sich als Ontogenie (Entwickelung des Einzelwesens) der Phylogenie (Entwickelung der Stämme) gegenüberstellt. Da die letztere die früheren, nicht mehr lebend existirenden Zustände der Thiere in sich begreift, umfasst sie auch die Paläozoologie. Sie ist die Entwickelungsgeschichte der Organismenreihen in ihrer geologischen Aufeinanderfolge.

§ 2.

Indem die Anatomie die Zusammensetzung der Organismen zum Objecte hat, wird sie zur Structurlehre, und gliedert sich je nach den verschiedenen Gesichtspuncten, von denen die Structur selbst beurtheilt werden kann, in mehrere Abtheilungen. Ist die Zusammensetzung des Körpers an sich, die Gestaltung und das gegenseitige Verhalten der einzelnen Organe zur Aufgabe genommen, so verhält sich die Anatomie beschreibend, indem sie die Befunde der Untersuchung schildert, ohne aus denselben weitere Schlüsse zu ziehen. Die anatomische Thatsache ist Zweck der Untersuchung, und diesem Zwecke genügt die Empirie. Durch die Beziehung zur Heilkunst, somit aus praktischem Bedürfnisse, hat sich die beschreibende Anatomie für den menschlichen Organismus hinsichtlich des Umfanges von Einzelerfahrungen zu einem besonderen Zweige ausgebildet, der als »Anthropotomie« der gleichfalls beschreibenden »Zootomie« sich an die Seite stellt. Beide sind nur durch das Object, nicht durch die Behandlung desselben verschieden, beide verhalten sich analytisch. In demselben Maasse als beide sich enthalten, aus ihren Einzelerfahrungen Schlüsse zu ziehen, und diese zu Abstractionen zu verwerthen, entbehren sie des Charakters einer Wissenschaft, da der letztere weder durch den blossen Umfang der Erfahrungen, noch durch die Complicationen des Weges, auf dem solche gewonnen werden, bedingt wird. Gänzlich untergeordnet für die Beurtheilung der wissenschaftlichen Bedeutung sind daher die äusseren Hilfsmittel der Untersuchung, die nur bezüglich des Auffindens oder der Feststellung von Thatsachen in Betracht kommen können.

Anders gestaltet sich die Anatomie, sobald ihr die Kenntniss von Thatsachen nur Mittel ist, die aus einer Summe solcher Kenntnisse er-

schlossene Erkenntniss dagegen der Zweck, indem sie die Thatsachen der Einzelerscheinungen nicht ausschliesslich für sich betrachtet, sondern sie unter einander in Beziehungen bringt. Diess geschieht durch Aufsuchen des Gleichartigen in der Organisation verschiedener Organismen, und durch das **Vergleichen** dieser Befunde. Daraus leitet sie wissenschaftliche Erfahrungen ab, und gestaltet das auf dem Wege der Induction Gefolgerte zu deductiven Schlüssen. Sie wird dadurch zur **vergleichenden Anatomie**. Ihr Verfahren ist synthetisch. Die Analysen der beschreibenden Anatomie (Anthropotomie wie Zootomie) liefern ihr die Grundlage, sie schliessen sich also nicht nur nicht von der vergleichenden Anatomie aus, sondern werden recht eigentlich von ihr umfasst und wissenschaftlich durchdrungen. Je sorgfältiger die Sichtung der Thatsachen, um so sicherer wird der Boden für die Vergleichung. Die Empiric ist somit die erste Voraussetzung, wie die Abstraction die zweite ist. Wie die letztere ohne die empirische Voraussetzung grundlos ist, so ist die Empirie **an sich** vom wissenschaftlichen Gesichtspunkte aus nur eine Vorstufe zur Erkenntniss.

§ 3.

Die **Aufgabe der vergleichenden Anatomie** liegt in der morphologischen Erklärung der Formerscheinungen in der Organisation des Thierleibes. Die Vergleichung ist die zur Lösung dieser Aufgabe dienende **Methode**. Sie zeigt den Weg den die wissenschaftliche Untersuchung zu gehen hat, und der gekannt sein muss, wenn nicht planloses Umherirren die Folge sein soll. Die **vergleichende Methode** sucht in Reihen von Organismen die morphologischen Befunde der Organe des Körpers zu prüfen, stellt als Ergebniss die gleichartigen Verhältnisse zusammen und sondert die ungleichartigen davon ab. Dabei berücksichtigt sie Alles, was beim anatomischen Befund überhaupt in Betracht kommt: Lagerung zu anderen Körpertheilen, Gestalt, Zahl, Umfang, Structur und Textur. Sie erhält dadurch für die einzelnen Organe Reihen von Zuständen, in denen die Extreme bis zur Unkenntlichkeit von einander verschieden sein können, aber untereinander durch zahlreiche Mittelstufen verknüpft werden.

Aus den mannichfachen Formenreihen eines und desselben Organes ergibt sich erstlich: dass der physiologische Werth in den verschiedenen Zuständen des Organes keineswegs derselbe ist, dass vielmehr ein Organ, unter Modification seines anatomischen Verhaltens, sehr verschiedenen Leistungen vorstehen kann. Die ausschliessliche Berücksichtigung seiner physiologischen Leistungen wird daher die in morphologischer Beziehung zusammengehörigen Organe in verschiedene Kategorieen bringen. Daraus resultirt die untergeordnetere Bedeutung der physiologischen Leistungen des Organs bei vergleichend-anatomischer Untersuchung. Der physiologische Werth kann erst in zweiter Reihe in Betracht kommen, wenn es

sich darum handelt, für die Modification, welche ein Organ im Zusammenhalt mit einem anderen Zustande desselben erlitten, Beziehungen zum Gesammtorganismus herzustellen. Durch diese mittels der Vergleichung angestellte Prüfung des anatomischen Befundes liefert die vergleichende Anatomie den Nachweis für den Zusammenhang ganzer Organreihen, und innerhalb dieser Reihen treffen wir Veränderungen mannichfachster Grade, bald nur im Kleinen, bald in grösserer Ausdehnung sich darstellend, Modificationen, die den Umfang, die Zahl, die Gestalt und auch die Textur der Theile eines Organes betreffen, und sogar zu Aenderungen der Lagebeziehungen führen können. Der Ueberblick einer solchen Reihe lehrt also einen in einzelnen Stadien repräsentirten Vorgang kennen, der in Veränderungen eines und desselben Organs bei verschiedenen Thieren sich ausdrückt.

§ 4.

Das Bestehen eines gewissen Maasses von Gleichartigkeit in der Organisation innerhalb gewisser grösserer oder kleinerer Abtheilungen des Thierreiches leiten wir von der Vererbung ab, einer Erscheinung, welche sich in der Uebertragung der Organisation eines Organismus auf dessen Nachkommenschaft äussert. Die Nachkommen wiederholen die Organisation des älterlichen Organismus. Dies ist eine nicht anzuzweifelnde Thatsache. Dennoch geschieht hin und wieder Einsprache, bald gegen das Bestehen einer Vererbung, bald gegen ihre Bedeutung. Die Uebereinstimmung der Organisation der Nachkommen soll nicht durch Vererbung, sondern durch die Wirksamkeit bestimmter physikalischer Potenzen während des Embryonallebens entstehen. Man muss da fragen, wie es denn komme, dass jene Potenzen dieselben sind, alle jene Spannkräfte, Druckwirkungen u. dergl., von denen man den Aufbau des Embryo abzuleiten sucht? Wenn z. B. ein Gelenk seine ontogenetische Ausbildung durch die Bewegung der Skelettheile vermittels der Muskelthätigkeit erfährt, so setzt das doch eine ganz bestimmte Anordnung der Muskulatur voraus und einen ganz bestimmten Bau der Muskeln, und für diesen wieder eine ganz bestimmte Menge und Lage der sie zusammensetzenden Formelemente. Dann wird man fragen müssen: woher denn jene bestimmte Anordnung dieser Theile, woher die Uebereinstimmung derselben bei den Vorfahren, wie bei den Nachkommen?

Wir werden also hier der Thatsache des Bestehens einer Uebertragung von Eigenschaften ihr Recht lassen müssen, und erkennen in der Vererbung eine gesetzmässig-waltende Erscheinung, die wohl Modificationen aber keine Ausnahmen darbietet. Wir vermögen sie von der Fortpflanzung abzuleiten, und damit bis zu einem gewissen Grade zu erklären, denn es ist verständlich, dass Theilstücke eines Organismus, wenn sie einen neuen Organismus hervorgehen lassen, diesem Eigenschaften übertragen, welche der ursprüngliche Organismus besass. Am

klarsten wird das bei niederen Organismen, die durch blosse Theilung sich fortpflanzen. Jedes Theilstück bildet sofort einen dem ersten gleichartigen Organismus. Von da an erstreckt sich aber eine continuirliche Reihe von Fortpflanzungsweisen bis zu jenen, bei welchen quantitativ zwar sehr verschiedene Zeugungsproducte in Action treten, die jedoch immer Theilstücke des älterlichen Organismus sind.

Der neue Organismus stellt also auch hier materiell die Fortsetzung des älterlichen vor, und demgemäss wird er mit letzterem übereinstimmende Eigenschaften besitzen.

Das Maass der Gleichartigkeit oder der Uebereinstimmung in der Organisation ist ein sehr verschiedenes. Wir erkennen Thiere die nur durch geringfügige Merkmale von einander abweichen, dann solche die durch bedeutende Unterschiede von einander getrennt sind, wiederum andere, deren äussere oder innere Organisation die grössten Verschiedenheiten darbietet. Und so findet sich die Uebereinstimmung wie die Verschiedenheit in unendlichen Abstufungen vor. Wie man einander ähnliche, mehr oder minder gleichartig erscheinende Dinge als »verwandt« zu bezeichnen pflegt, so wird bei der gleichen Erscheinung der Organismen die gleiche Bezeichnung der gegenseitigen Beziehung, aber in des Wortes voller Bedeutung, Platz greifen dürfen. Wir erklären gleichartige Organismen für mit einander verwandt, indem wir das Gleichartige der Organisation aus gemeinsamer Ererbung ableiten. Der Grad dieser Gleichartigkeit wird aber den Grad der Verwandtschaft bestimmen müssen, die wir aus jener erschliessen. Die Verwandtschaft wird bei dem Bestehen geringerer Verschiedenheiten als eine nahe zu erkennen sein, während sie bei grösseren Unterschieden als weiter in der Ferne liegend sich darstellen wird. Wir substituiren daher dem Begriffe der Uebereinstimmung oder der Gleichartigkeit der Organisation den der Verwandtschaft, indem wir die in der Organisation einer Summe von Organismen bestehenden Uebereinstimmungen als ererbte Eigenthümlichkeiten ansehen.

Auf das Gesetz der Vererbung gründet sich somit die Lehre von der Verwandtschaft der Organismen, die Abstammungslehre oder Phylogenie. Die vergleichende Anatomie enthüllt also die innerhalb der einzelnen Abtheilungen des Thierreiches bestehenden Verwandtschaftsverhältnisse, indem sie das Gleichartige wie das Ungleichartige nachweist.

[Ueber das höchst wichtige Vererbungsgesetz und seine Erscheinungen findet sich Ausführlicheres in der scharfsinnigen Darstellung Häckel's (Generelle Morphologie Bd. II. S. 170.).]

§ 5.

Durch die Vererbung werden dem Organismus Eigenschaften übertragen, die derselbe im Laufe seiner individuellen Entwickelung (Ontogenie) nach und nach zur Entfaltung bringt. Den einfachsten Organis-

men fehlt eine solche Entwickelung, indem die etwa durch Theilung des mütterlichen Organismus entstandenen Jungen nur der Volumszunahme bedürfen, um dem mütterlichen Organismus gleich zu werden. Die Entwickelung fällt also hier mit dem blossen Wachsthum zusammen, das sie vollständig deckt. Je weiter ein Organismus von einem ursprünglich einfachen Zustande sich entfernt hat, oder: je grösser die Summe der von den Vorfahren erworbenen und auf die Nachkommen vererbten Eigenthümlichkeiten ist, desto weniger einfach ist auch die Ontogenie, da sich während derselben mindestens ein Theil von jener von den Vorfahren erworbenen Einrichtungen wiederholt, und vom sich entwickelnden Körper in einzelnen Stadien durchlaufen wird. Die Ontogenie repräsentirt also in gewissem Grade die paläontologische Entwickelung in zeitlich verkürzter, d. i. zusammengezogener Weise. Die von höheren Organismen ontogenetisch durchlaufenen Stufen entsprechen Zuständen, welche bei anderen die definitive Organisation vorstellen. Jene Entwickelungszustände können also durch die Vergleichung mit ausgebildeten Zuständen niederer Organismen erklärt werden, indem man sie als von solchen (niederen Zuständen) ererbte Bildungen deutet. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet erscheinen viele der sogenannten »Larvenzustände« mit ihren »provisorischen«, weil vergänglichen, nur auf frühere Lebensstadien beschränkten »Apparaten« als recht wichtige und bedeutungsvolle Formen. Ausser den functionellen Beziehungen zum sie tragenden Organismus, durch welche jene Apparate sich als praktische Einrichtungen erhalten, d. h. vererben konnten, lassen sie solche zu niederen Zuständen erkennen, und enthüllen damit die Phylogenie ihres Trägers. Das »Stadium larvatum« verkündigt also im Gegensatze zu seiner Bezeichnung häufig ganz offen die verwandtschaftlichen Beziehungen. Zuweilen sind solche »Larvenorgane« nicht sowohl von Vererbung als von Anpassungen ableitbar, und dadurch wird die Beurtheilung nicht wenig erschwert. Sicherer wird die Deutung solcher Einrichtungen bei Organismen, die nicht sofort in den offenen Kampf ums Dasein treten, sondern kürzere oder längere Zeit innerhalb der Eihüllen sich entwickeln, und dadurch verändernden Einwirkungen von Aussen minder ausgesetzt sind. Kommt es in diesen Fällen zu »provisorischen Einrichtungen«, so sind diese mit grösserer Sicherheit als ererbte, und damit als Wiederholungen niederer Zustände bestimmbar. Die bei den Embryonen höherer Wirbelthiere auftretenden, aber nach und nach wieder verschwindenden Kiemenspalten sind solche Bildungen. Für sich betrachtet sind sie unerklärbar, denn es kommt an ihnen weder jemals zur Bildung von Kiemen, noch werden sie — die vorderste ausgenommen — zu definitiven Einrichtungen verwendet. Die Vergleichung zeigt uns nun bei einer grossen Abtheilung niederer Wirbelthiere diese Kiemenspalten als wichtige Athmungsapparate, und indem wir auch solche Wirbelthiere (Amphibien) kennen, deren Kiemenspalten nur eine Zeit lang respiratorisch fungiren, um sich später zu schliessen, vermögen wir die Kiemenspalten der Reptilien, Vögel und

Säugethiere als durch Vererbung von niederen Zuständen empfangene Einrichtungen zu verstehen, die nach dem Verluste ihrer ursprünglichen Function sich nur während des fötalen Lebens eine kurze Zeit erhalten.

§ 6.

In der Summe von Eigenschaften der Organisation, welche die Vererbung auf einen Organismus überträgt, finden sich dem vorhin Dargelegten zufolge mehr oder minder solche Einrichtungen vor, welche in den bleibenden, ausgebildeten Zustand des Organismus mit übertreten, ohne dort eine erkennbare Function zu besitzen. Diese Theile erscheinen in der Regel in mehr oder minder rückgebildetem rudimentären Zustande, den sie häufig erst während des Laufes der Ontogenie erwerben. In frühen Stadien der letzteren kommen sie mit den der Stammform, von der sie ererbt sind, zukommenden Einrichtungen am meisten überein. Diese rudimentären Organe treten um so frühzeitiger die Rückbildung an, je frühzeitiger sie in paläontologischem Sinne ererbt wurden, und schwinden in dem Maasse spät, als ihre Ererbung eine relativ neue ist. Die ausgebildete Form der rudimentären Organe wird demgemäss für die ersteren nur bei entfernten, für die letzteren dagegen bei näheren Verwandten anzutreffen sein. Diese Organe bilden werthvolle Objecte, da aus ihnen selbst auf weitere Entfernungen hin phylogenetische Beziehungen sich nachweisen lassen. Sie zeigen auch wie wenig die functionelle Bedeutung bei der morphologischen Beurtheilung in Betracht kommen darf, denn an den meisten von ihnen ist eine Function gar nicht erweisbar, oder sie ist eine jedenfalls von der ursprünglichen völlig verschiedene.

§ 7.

Die vergleichende Anatomie ordnet sich die Ontogenie unter, insofern sie die im Laufe der individuellen Entwickelung der Thiere auftretenden Organisations-Erscheinungen nicht blos auf den vollendeten Zustand des Organismus, sondern auf definitive Einrichtungen anderer Organismen bezieht. Die vergleichende Anatomie erklärt die Erscheinungen der Ontogenie. Wenn letztere, für sich behandelt, nicht über das Niveau einer beschreibenden Disciplin sich erhebt, und damit je nach der Genauigkeit ihrer Forschung nur den Werth von thatsächlichem Material besitzt, so empfängt sie durch die Verbindung mit der vergleichenden Anatomie wissenschaftliche Bedeutung. Ihre an sich unverständlichen, oder, weil nur auf die späteren Befunde der Organisation bezogen, nur in metaphysischem Sinne teleologisch erfassbaren Thatsachen, stellen sich durch die vergleichende Anatomie in Zusammenhang mit bekannten Erscheinungen anderer Organismen und sind dadurch

Dritter Abschnitt. **Würmer.**

Vierter Abschnitt. **Echinodermen.**

Fünfter Abschnitt. **Arthropoden.**

Vererbung an jeder Generation sich kund gibt. Entzieht sich damit in der Regel die Anpassung als Vorgang der directen Beobachtung, so ist sie doch nicht minder sicher erschliessbar durch die Vergleichung. Wenn wir z. B. bei fleischfressenden Säugethieren eine einfache Magenbildung antreffen, bei Pflanzenfressern dagegen complicirtere, besonders bei jenen, die grosse Massen Futterstoffe aufnehmen, wie z. B. die Wiederkäuer, so werden wir die hier bestehende Complication der Magenstructur als eine durch die Nahrung bedingte Veränderung, als eine Anpassung an die Ernährungsweise beurtheilen; und wenn uns ferner die Ontogenie bei Wiederkäuern in frühen Entwickelungsstadien eine einfache, erst allmählich in den complicirteren Zustand sich umbildende Magenform entgegenbringt, so bestätigt uns die Ontogenie die aus der Vergleichung gewonnene Auffassung. In vielen Fällen ist der Einfluss der Anpassung auf die Organisation auch unmittelbar zu beobachten, z. B. bei manchen Amphibien erhalten sich die während des Jugendzustandes ausgebildeten Kiemen auch später in Function, wenn dem Thiere die Gelegenheit fehlt aus dem Wasser zu gelangen, und umgekehrt gehen die Kiemen bei solchen, deren nächste Verwandte, im Wasser lebend, stets die Kiemen behalten, eine Rückbildung ein, wenn das Thier seinen Aufenthalt im Wasser mit dem auf dem Lande vertauscht hat. Dort ist die Ausbildung, hier die Rückbildung eine Anpassungs-Erscheinung.

In der Anpassung gibt sich somit der engste Zusammenhang zwischen der Function und der Structur des Organes kund. Die physiologische Function beherrscht in gewissem Sinne die Structur, und darin ist das Morphologische dem Physiologischen untergeordnet. Im niedersten Grade erscheint die Abhängigkeit des formalen Befundes eines Organs von seiner Leistung in Betracht des Volums. Bei gesteigerter Leistung trifft sich eine Vergrösserung des Organs. In welchem Maasse die Erhöhung der Leistung auf das Volum einwirkt, lehrt das Muskelsystem. Ausser Uebung gesetzt erleiden die Muskeln Rückbildungen bis zu gänzlichem Schwunde. In Uebung erhalten, und bei gesteigerten Ansprüchen entwickeln sie sich zu bedeutendem Volum. Das Maass der Ausbildung ist mit jenem der Leistung im innigsten Zusammenhang. Da aber mit dem Aufhören einer Verrichtung oder mit der Schmälerung einer solchen eine Rückbildung eintritt, so begegnen wir auch auf diesem Wege rudimentären Organen. Sie haben auf ihm ihre Entstehung genommen. Das Verständniss der Enstehung dieser Organe kann daher nur die Physiologie liefern, und daraus ergibt sich wiederum deren wichtiger Einfluss auf die Morphologie.

§ 10.

Durch die allmähliche Modification der Leistung eines Organes kann dasselbe so umgestaltet werden, dass es in functioneller Hinsicht ein neues wird, und dann einer ganz anderen physiologischen Organkategorie sich einreiht. Diese Thatsache ist von bedeutender Tragweite, weil sie

das Auftreten neuer Organe erklären hilft, und dadurch den der Entwickelungslehre gemachten Einwand beseitigt: dass ein neues Organ doch nicht sofort in dem ganzen Umfange seiner Function erscheinen könne, dass es also bei allmählichem Entstehen in seinen ersten Zuständen dem Organismus noch nicht dienen könne, womit auch der Grund seiner Ausbildung wegfalle. Jedes Organ, für welches dieser Einwand den Schein einer Berechtigung hat, ist nachweislich mit einer von der späteren Function verschiedenen Bedeutung aufgetreten. So ist z. B. die Lunge der Wirbelthiere durchaus nicht als ausschliessliches Respirationsorgan entstanden, vielmehr hatte sie bei den durch Kiemen athmenden Fischen einen Vorläufer in der Schwimmblase, die zu der Athmung anfänglich keine Beziehungen besitzt. Selbst da, wo die Lunge als Athmungsorgan erscheint (Dipnoi, viele Amphibien), ist sie solches noch nicht ausschliesslich, sondern theilt jene Function mit den Kiemen. Das Organ ist also hier im Stadium der Umwandlung zum Athmungsorgan begriffen, und verknüpft die ausschliesslich respiratorischen Lungen mit den Schwimmblasenbildungen, die zunächst wohl in hydrostatischer Function verwendet als Ausbuchtungen des Darmrohrs hervorgingen.

Die erste Function des durch Anpassung an neue Beziehungen geänderten Organes ist meist eine niedere, für den Organismus minder wichtige, im Vergleiche zur erlangten neuen Function, so dass das Organ damit auf eine höhere Stufe tritt. In anderen Fällen erscheint der Werth der primären Function deshalb geringer, weil er von anderen gleichartigen Organen getheilt wird. Er steht dann quantitativ niedriger, weil an der Gesammtsumme der betreffenden für den Organismus zu vollziehenden Leistung auch den anderen gleichartigen Organen ein Antheil zukommt. Die Rückbildung eines Theiles gleichwerthiger Organe erhöht den Werth der bestehenbleibenden, indem sie die höhere Ausbildung derselben bedingt. Aus dem Wechsel der Functionen resultirt die Verschiedenheit des physiologischen und morphologischen Eintheilungsprincips der Organe.

ALLGEMEINER THEIL.

Aufbau des Thierleibes.

Organe und Organismus.

§ 11.

Im lebenden Körper kommt eine Anzahl von Leistungen des materiellen Substrates in Betracht, durch welche die als Leben aufgefasste Erscheinungsreihe bedingt wird. Derselben liegen chemisch-physikalische Processe zu Grunde, die mit einer beständigen Umsetzung des Materials einhergehen und daher als Stoffwechsel erscheinen. Der Körper ernährt sich, indem er das durch den Stoffwechsel verbrauchte Material durch von aussen her aufgenommenes Neues ersetzt, welches er den ihn zusammensetzenden Substanzen ähnlich macht, assimilirt. Die theils mit den Nahrungsstoffen aufgenommenen, theils durch den Stoffwechsel erzeugten, im Organismus nicht mehr verwendbaren Substanzen werden nach aussen entfernt. Daraus resultirt die excretorische Thätigkeit. Wenn die Menge des assimilirten Materials jene des ausgeschiedenen überwiegt, geschieht eine Volumsvergrösserung des Körpers, er wächst. Damit erfüllt er die erste Bedingung zur Production desjenigen Materials, aus dem ein neuer, ihm gleichartiger Organismus hervorgeht, und eben dadurch steht mit der Ernährung auch die Fortpflanzung in engem Zusammenhange.

Mit der Aussenwelt ist der Körper zunächst durch seine Oberfläche in Verbindung. Sie vermittelt ihm die Beziehungen zum umgebenden Medium. Formveränderungen der Oberfläche erscheinen als Bewegungen und lassen die Locomotion entstehen. Und ebenso vermittelt die Oberfläche Wahrnehmungen der Aussenwelt, Empfindungen.

Die jenen Vorgängen vorstehenden Theile des Körpers sind die Werkzeuge der Lebensäusserung, Organe. Der Körper wird durch sie zum Organismus, und wenn wir auch solche Körper als Organismen bezeichnen an denen keine Organe im einzelnen gesondert bestehen, so geschieht es, weil da die virtuelle Existenz von Organen durch die thatsächlichen Lebensäusserungen vorauszusetzen ist. Der Begriff Organismus wird also hier nicht im anatomischen, sondern im physiologischen Sinne gebraucht.

Im einfachsten Zustande des Organismus sind die Lebens-Erscheinungen an die den Körper darstellende gleichartige Substanz geknüpft,

welche gleichmässig alle jene Einzelvorgänge vermittelt. Der Körper repräsentirt daher nur potentia eine Summe von Organen, die erst auftreten, wenn die Einzelverrichtung nicht mehr von jedem Theile des Körpers besorgt wird. Das Verhalten, welches in jener Beziehung die einfacheren Organismen dauernd zeigen, besitzen complicirtere nur vorübergehend.

Differenzirung.

§ 12.

Die Complication des Organismus entsteht durch einen Sonderungsvorgang der die physiologischen Leistungen des ursprünglich gleichartigen Körpers auf einzelne Theile überträgt. Was vorher vom Gesammt-Körper vollzogen ward, verrichten nach jenem Vorgange einzelne Theile desselben. Die Leistung wird dann entweder von einer grösseren Zahl discreter, aber unter sich gleichartiger Theile vollzogen, oder die Einzeltheile gestalten sich unter sich ungleichartig, werden von einander different. Im ersten Falle ist die Theilung der Arbeit eine quantitative, im letzteren wird sie auch qualitativ durchgeführt und die Sonderung der Einzeltheile entspricht einer Verschiedenartigkeit der Verrichtung. Je nach dem Grade, in welchem sich die zuerst am indifferenten Körper auftretende Sonderung oder Arbeitstheilung an den Organen wiederholt, entstehen fernere Complicationen, die ein stufenweises Weiterschreiten erkennen lassen. Daraus leitet sich ein verschiedener Werth der Organe ab, und es wird nothwendig an letzteren höhere und niedere Zustände zu unterscheiden.

Durch die Theilung der Arbeit auf verschiedene Organe wird die Leistung der letzteren vollkommener. Jedes Organ vermag sich in einer bestimmten, der von ihm übernommenen Function entsprechenden Richtung zu entfalten. Der Organismus erlangt damit, zugleich mit seiner Complication, eine höhere Ausbildung. Die Arbeitstheilung führt also zu einer Vervollkommnung der Organismen. Je nach der Ausdehnung, welche die Arbeitstheilung über einzelne Organe, oder über zahlreiche nahm, wird ein grösserer oder geringerer Theil des Organismus dieser Vervollkommnung zugeführt. Je grösser die Wichtigkeit der betreffenden Organe für den Gesammtorganismus, desto bedeutender prägt sich an ihm die durch jene erlangte Vervollkommnung aus.

Da die auf bestimmte Körpertheile übergehenden Verrichtungen in dem Maasse als sie selbst verschieden sind eine verschiedenartige Ausbildung jener Theile bedingen, gehen daraus neue Theile, neue Organe, hervor, solche die von den schon vorhandenen verschieden sind. Die Theilung der Verrichtungen führt zu einem Differentwerden, einer Differenzirung der Theile. Ein Körpertheil der vorher mit andern gleich, und deshalb nicht von ihnen verschieden, d. h. indifferent war,

tritt in den Zustand des Gesondertseins, wird von den anderen unterscheidbar, different. Indem nun diese Differenzirung an die physiologische Arbeitstheilung derart geknüpft ist, dass sie von ihr bedingt wird, kann sie als ihr Product aufgeführt werden. Jede physiologische Function kann sich qualitativ wieder in zahlreiche Unterfunctionen spalten, durch deren Localisirung wieder neue Organe hervorgehen. So wird das Princip der Arbeitstheilung die Grundlage grösster Mannichfaltigkeit in der Organisation, und alle morphologischen Erscheinungen stehen mit ihm und der von ihm hervorgehenden Differenzirung in näherem oder entfernterem Zusammenhange.

Erster Zustand des thierischen Organismus.

Die Zelle.

§ 13.

Die lebende Materie erscheint in ihrer einfachsten Form als eine eiweisshaltige, als Plasma oder Protoplasma bezeichnete Substanz, die mit unseren gegenwärtigen optischen Hilfsmitteln sich durchaus gleichartig darstellt. Diese Materie tritt in Gestalt kleiner Klümpchen auf. In solchem Zustande treffen wir die einfachsten Organismen. Während bei der gleichartigen Beschaffenheit des Protoplasma, in welchem höchstens noch Körnchen als gesonderte Theile bemerkbar sind, für jene einfachsten Formen eine Abgrenzung nach aussen durch gesonderte Hüllbildungen nicht besteht, kommt auf einer weiteren Stufe eine Umhüllung zu Stande, die aus einer chemisch-physikalischen Veränderung der äussersten Schichte hervorgeht. Dadurch wird das mit allen Lebenserscheinungen und somit auch mit Bewegung ausgestattete Protoplasma von einer mehr oder minder starren Hülle umschlossen, welche die Veränderlichkeit der Gestalt aufhebt, und eine bestimmte Form bedingt. Solche Gebilde können auch in die Zusammensetzung von Organismen eingehen, wie dies bei vielen niederen Pflanzen der Fall ist. Formelemente dieser Art bilden die Cytoden, welche von einer anderen, weiter entwickelten Form mit Recht unterschieden werden.

Bei dieser tritt im Protoplasma ein scharf abgegrenztes festeres Gebilde auf, das man als Kern (Nucleus) bezeichnet. Es ist das Product des ersten Sonderungsvorganges des Protoplasma, welches nicht mehr ausschliesslich die lebende Substanz vorstellt. Im Kern erscheint in der Regel ein kleines Körperchen (Nucleolus). Im Gegensatze zum Protoplasma ist der Kern nicht contractil, oder nimmt doch nicht in gleichem Maasse an jener Action Antheil, theilt übrigens nicht nur die meisten Lebenserscheinungen des ihn umgebenden Protoplasma, sondern gibt sich auch häufig als Regulator derselben zu erkennen. Solche mit einem

»Kerne« versehene Protoplasmaklümpchen nennt man Zellen (Cellulae). Auch diese Gebilde können in diesem Zustande selbständige Organismen vorstellen, die man als »einzellige« bezeichnet. Indem die Zellen durch Vermehrung Complexe bilden, gehen mehrzellige Organismen hervor. Deren kleinste nicht weiter mehr in gleichartige Gebilde zerlegbare Theile sind Zellen, die daher als Formelemente jener Organismen erscheinen. Dasselbe gilt auch von dem einfacheren Zustande, den Cytoden. Während diese aber ein beschränkteres Vorkommen besitzen, finden wir die Zellen in grösserer Verbreitung im Pflanzenreiche, und als die ausschliesslichen Formelemente im Thierreiche.

§ 14.

Im indifferenten Zustande, d. i. so lange noch nicht zum Aufbau von bestimmten neuen Bildungen Veränderungen in bestimmter Richtung vor sich gingen, erscheinen die Zellen aller thierischen Organismen von wesentlich gleicher Beschaffenheit. Wir unterscheiden nach dem oben Bemerkten an ihnen erstlich das die Hauptmasse des Körpers der Zelle darstellende Protoplasma, und zweitens das vom Protoplasma umgebene, von ihm differente, meist festere Gebilde, den Zellenkern. Die Theilnahme des letzteren an mannichfachen Lebenserscheinungen der Zelle lässt ihn als einen keineswegs untergeordneten Theil des Zellenkörpers ansehen. Zu diesen Theilen der Zelle hat man — früher allgemein — noch eine Membran gerechnet, welche vom Protoplasma als dem »Zelleninhalte«, verschieden, dasselbe umhüllen sollte, und daraus ist die Vorstellung von der »Bläschenform« der Zelle sowie ihr Name entstanden.

Wenn auch nicht in Abrede gestellt werden kann, dass bei vielen Zellen vom Protoplasma differirende Umhüllungen vorkommen, so treffen diese Zustände sich doch niemals im frühesten Leben der Zelle, sondern sind immer das Resultat einer vorgeschrittenen Umwandlung und eines Ueberganges der Zelle in die differente Form.

Von den Lebensäusserungen der Zellen sind automatische Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Zelle so verbreitet, dass sie sich immer bestimmter als eine Eigenschaft aller nicht weiter differenzirten, somit bezüglich ihres Protoplasma metamorphosirten Zellen herausstellen. An freien, nicht von starren Membranen umschlossenen Zellen bewirkt die Erscheinung jener Bewegung eine Ortsveränderung der Zelle. Auch an nicht freien Zellen kann die Bewegung beobachtet werden, theils in einem Gestaltenwechsel der Oberfläche, theils an der Lageveränderung im Protoplasma befindlicher fester Körnchen. Dass dem Protoplasma auch Eigenschaften innewohnen, die wir auf einen freilich niedersten Grad von Empfindung deuten können, geht aus vielen Versuchen und Beobachtungen hervor.

Ferner beobachten wir an der Zelle die Ernährung, zuweilen sogar eine sichtbare Aufnahme von Stoffen ins Protoplasma und als Aus-

druck der Ernährung gibt sich das Wachsthum der Zelle kund. Diese allen noch indifferenten Zellen gemeinsame Erscheinung spricht sich in der Vergrösserung des Protoplasmakörpers durch Assimilirung von aussen her aufgenommener Stoffe aus. Das Wachsthum kann ein gleichmässiges für die ganze Zelle sein, indem diese sich nach allen Axenrichtungen vergrössert, und so trifft es sich regelmässig in den Jugendzuständen der Zelle und lässt während dieser Zeit die Gestalt der Zelle, wo nicht Bewegungserscheinungen oder äussere Einwirkungen sie modificiren, unverändert in der sphärischen Form fortbestehen. Andernfalls ist es ungleichmässig und wird dann bei der Vergrösserung in der Richtung Einer Axe längliche, oder bei der Vergrösserung in der Richtung mehrerer Axen sternförmige Bildungen hervorbringen. Solche ungleichmässige Wachsthumsverhältnisse sind in der Regel von Differenzirungen der Zelle begleitet, sie leiten daher zum Uebergang der Zellen in Gewebe.

§ 15.

Das Wachsthum der Zelle bereitet eine andere Erscheinung vor, nämlich die der Fortpflanzung, und ist mit ihr unzertrennlich verbunden, denn die Vermehrung ist nur ein über das Individuum hinausgehendes Wachsthum. Die Vermehrung der Zellen kann auf mehrfache Art vor sich gehen. Die einfachste knüpft direct an das Wachsthum an. Indem der Zellenleib einseitig auswächst, bildet sich ein Spross, der durch allmähliche Volumzunahme und Ablösung vom Mutterkörper zu einer neuen, freien Zelle wird. In der Zahl der an einer Zelle hervorsprossenden jungen Zellen kann die Erscheinung variabel sein, und nach dem Verhalten des Kernes der Mutterzelle Modificationen aufweisen. Diese Vermehrung durch Sprossenbildung geht ohne scharfe Grenze in die am meisten verbreitete Art der Vermehrung, nämlich jene durch Theilung über. Während bei der Sprossung das Charakteristische darin liegt, dass die sich bildende Zelle bei ihrem ersten Erscheinen bezüglich des Volums in einem Gegensatze zur Mutterzelle steht, der bei frühzeitiger Ablösung des Sprösslings gar nicht, bei späterer Trennung allmählich ausgeglichen wird, so sind die Producte der Theilung nahebei oder vollständig einander gleich, so dass das Fehlen einer ausgesprochenen Volumsdifferenz keinen Unterschied zwischen beiden gestattet. Es ist klar, dass in demselben Maasse als die Grösseverschiedenheit zwischen beiden Vermehrungsproducten zunimmt, die Theilung der Sprossenbildung näher rückt, und dadurch wird die ganze Verschiedenheit zwischen Zelltheilung und Sprossung von der Menge des Protoplasma bedingt, welches von einer Zelle in eine andere aus jener entstehende übergenommen wird. Der Unterschied zwischen Sprossung und Theilung erscheint damit mehr quantitativ. Die Theilung wird durch eine Vermehrung des Kernes eingeleitet. In gewissen Fällen geht eine Neubildung von Kernen vor sich.

Ausser der Vermehrung durch Theilung oder durch Sprossenbildung ist keine Fortpflanzungsform der thierischen Zelle mit Sicherheit beobach-

tet, und ein grosser Theil der aufgestellten Arten der Zellvermehrung, wie die sogenannte endogene Zellbildung u. s. w. ist von der Theilung ableitbar. — Was die freie oder spontane Zellbildung betrifft, so ist wohl soviel gewiss, dass ihre Verbreitung nicht in dem früher angenommenen Maasse vorkommt.

Verbindet sich mit dem Wachsthum der Zelle eine Vermehrung des Kernes, ohne dass eine Sonderung des Protoplasma in einzelne den Kernen entsprechende Parthieen erfolgt, so kann das so entstandene Gebilde nicht mehr als einzelne Zelle aufgefasst werden. Es ist aber auch kein Complex von Zellen, da ein solcher die Existenz einer Mehrzahl discreter Zellen voraussetzen würde. Daher ward dieser Zustand mit Recht als ein besonderer unterschieden und als Syncytium bezeichnet. Derartige Gebilde kommen fast in allen Abtheilungen der Thiere vor. Dasselbe Resultat wird erreicht durch die Concrescenz einer Anzahl von discreten Zellen, die ihr Protoplasma in eine continuirliche Masse zusammentreten lassen, welche dann gleichfalls eine Anzahl von Kernen umschliesst.

Während das Protoplasma in der aufgeführten Erscheinungsreihe keine wahrnehmbaren constitutionellen Aenderungen erleidet, spricht sich durch eine andere Erscheinung eine Aenderung im Protoplasma aus. In ihm enthaltene Stoffe treten wieder ausser Verbindung mit ihm, werden aus ihm abgeschieden. Dieser Process der Abscheidung bietet verschiedene Verhältnisse dar. Einmal findet der Sonderungsvorgang im Innern des Protoplasmakörpers selbst statt, dann treten im Innern der Zelle der chemisch-physikalischen Beschaffenheit ihres Protoplasma fremde Theile auf. Sie können der mannichfaltigsten Art sein, z. B. Fett, Farbstoffe etc., auch in verschiedener Form, als Körnchen, Tröpfchen, Krystalle etc. vorkommen. In einem andern Falle geht diese Sonderung auf der Oberfläche des Protoplasma vor sich. Hier erscheint sie entweder in flüssiger Form, wobei die Continuität mit dem Protoplasma verloren geht, oder sie findet in fester Form statt, und dann bleibt der Zusammenhang mit dem übrigen unveränderten Protoplasma mehr oder minder innig fortbestehen. Durch chemisch-physikalische Veränderungen entweder der ganzen Oberfläche des Protoplasma einer Zelle oder auch nur eines Theiles derselben entstehen vom übrigen Protoplasma verschiedene, differente Substanzen. Wir haben also in diesen Abscheidungen Umwandlungen des Protoplasma vor uns, die man als Differenzirungen auffassen darf, da bei ihnen vorher im Protoplasma vorhandene, aber von ihm indifferente Stoffe, different werden. Bei gleichartiger Bildung an der Peripherie der Zelle geht daraus das bereits oben als Zellmembran bezeichnete Gebilde hervor. Derselbe Vorgang führt aber auch zur Herstellung anderer Einrichtungen, die wir unten näher ins Auge fassen müssen.

Die Reihe an einer Zelle sich äussernder Lebensvorgänge stimmt im Wesentlichen mit denen aller übrigen Organismen überein. Virtuell erscheint also auch die Zelle als Organismus (Elementarorganismus).

Differenzirung des thierischen Organismus.

§ 16.

Den einfachsten und niedersten Zustand des thierischen Organismus repräsentirt jenes Stadium, welches am Beginne seiner Entwickelung liegt, und als Ei bezeichnet wird. Abgesehen von einzelnen nur die Regel befestigenden Ausnahmefällen, in welchen hier nicht zu erörternde Complicationen bestehen, entspricht dieses Ei einer Zelle. Die Eizelle ergibt sich in allen wesentlichen Punkten von anderen Zellen nicht verschieden, wie auch immer ihr Volum vergrössert sein mag, und wie damit in Zusammenhang in ihrem Protoplasma besondere Theilchen — Dotterelemente — aufgetreten sein mögen. Wenn durch letztere die Eizelle ihren ursprünglichen Charakter als indifferente Zelle aufgab, so verlor sie damit noch nicht den Zellencharakter, der dadurch ebensowenig alterirt wird, als durch die Sonderung irgend welcher anderen Substanzen (Chlorophyllkörner, Amylum, Pigmentkörnchen etc.) im Protoplasma von Zellen die Zellbedeutung für diese verloren geht. Dieser im Ganzen einfache Zustand der Eizelle lässt sie, wenn auch nur vorübergehend, dem bleibenden Verhalten vieler niederen, einzelligen Organismen (Protoplasten) entsprechen.

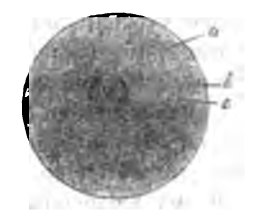
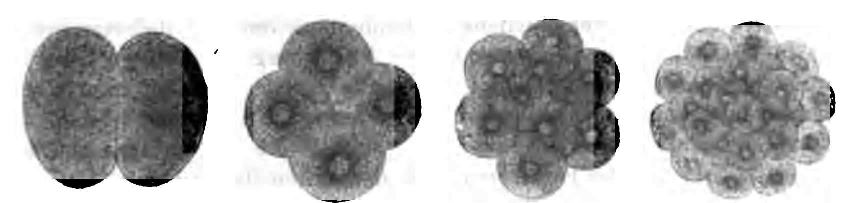


Fig. 1. Schematische Darstellung einer Eizelle. a Das körnerhaltige Protoplasma. b Der Kern (Keimbläschen). c Das Kernkörperchen (Keimfleck).

Die Eizelle erleidet Veränderungen, die nach der Befruchtung einzutreten pflegen, und von Veränderungen ihres Kernes (des sog. Keimbläschens begleitet sind. An seiner Stelle, theilweise auch aus seinem Materiale gehen zwei Neue Kerne hervor, und nun beginnt die Eizelle sich zu theilen. So entstehen zwei Zellen, die entweder einander gleichen, oder von einander verschieden sind, theils durch Volum, theils durch Beschaffenheit der Zellen. In beiden Fällen ist aus der Eizelle etwas Neues entstanden, in beiden Fällen liegt eine Sonderung, Differenzirung vor, da zwei Theile aus ihr hervorgingen. Durch fortgesetzte Theilung bilden sich, allerdings nicht immer in gleichem Rhythmus, 4, 8, 16 Zellen u. s. w.,


Fig. 2—5. Einzelne Stadien des sogenannten Furchungsprocesses (Theilung der Eizelle).

bis endlich ein Haufen von Zellen entstand. Dieser Vorgang der Theilung der Eizelle wird als »Dottertheilung« oder »Furchung« bezeichnet, und ist eine durchgreifende Erscheinung, die vielfache aber stets aus Anpassungen ableitbare, und damit erklärbare Modificationen darbietet.

So läuft die erste Differenzirung des Organismus ab, indem an die Stelle einer einzigen Zelle, der Eizelle, ein Complex zahlreicher, einander gleichartiger oder von einander verschiedener Zellen tritt. Die Functionen für den in diesem Stadium befindlichen Organismus werden auf die einzelnen Zellen vertheilt aufzufassen sein, wie sie vorher in der Eizelle vereinigt waren. Die Theilung der Eizelle ist somit mit einer Theilung der Functionen, wenn auch nur quantitativer Art, in Zusammenhang zu denken.

Die einzelnen Stadien dieses Theilungsprocesses bieten jedoch auch noch andere Beziehungen, denn sie erscheinen in Uebereinstimmung mit dem ausgebildeten Verhalten manchen niederen Organismen (Protisten), z. B. der Volvocinen und der Catallacten, in deren Entwickelungskreis ein gleichfalls aus einer Summe ziemlich gleichartiger Zellen zusammengesetzter Organismus gehört. So durchläuft also der thierische Organismus gleich im Beginn seiner Ontogenie mehrfache im Protistenreiche waltende Formzustände, und der Process der Theilung der Eizelle kann als ein aus frühzeitiger Vererbung überkommener erklärt werden. Damit streift sich von ihm der teleologische Nimbus ab, in welchem er ohne diese Beziehung, bei exclusiver Verknüpfung mit dem künftigen aus der Furchung hervorgehenden Organismus erscheinen muss. Mit der Bildung eines Zellenhaufens aus der einfachen Eizelle ist dem Organismus jedoch noch keineswegs ein specifisch thierischer Charakter eingeprägt, dieser äussert sich vielmehr erst im Verlaufe fernerer Sonderungsvorgänge.

Diese bestehen darin, dass die den Organismus repräsentirenden, mehr oder minder gleichartigen Formelemente (Zellen) in grösseren oder kleineren Complexen verschiedene Zustände eingehen, sich differenziren, und im Zusammenhange mit bestimmter Anordnung die Anlagen (ersten Stadien) von Organen herstellen. Diese selbst werden demnach aus Zellen zusammengesetzt, welche die Gewebe bilden. Wir erhalten so den Aufbau der Organismen aus Geweben, welche die Organe zusammensetzen, und wieder aus Formelementen, den Zellen, bestehen.

Entstehung der Gewebe.

§ 17.

Die Zelle stellt nach dem oben Gesagten bei den von uns als Thiere betrachteten Organismen nur vorübergehend den gesammten Organismus vor, nämlich als Eizelle. Aus dieser geht durch Theilung ein Multiplum von Zellen hervor, welche die Anlage des Thierleibes bilden. In späteren Zuständen bleibt nur ein Theil des von der Eizelle stammenden Mate-

riales den primitiven Verhältnissen der Zelle nahe, während die Mehrzahl der Zellen sowohl formell wie materiell, und demgemäss auch in den functionellen Aeusserungen, sich ändert, und durchaus neue Verhältnisse eingeht.

Die neuen, aus Aggregaten von gleichartig umgewandelten Zellen und ihren Derivaten gebildeten Complexe stellen die Gewebe vor. Der Entstehungsvorgang derselben beruht auf einer Differenzirung. Da jedem different gewordenen Zellenaggregate eine bestimmte, für den Organismus zu leistende Verrichtung zukommt, die vorher, beim Zustande der Indifferenz der Zellen, nicht an räumlich abgegrenzte Theile geknüpft war, in dem frühesten Zustande des individuellen Organismus sogar nur durch Eine Zelle (Eizelle) besorgt ward, liegt auch hier eine Theilung der physiologischen Arbeit vor.

In allen Fällen geht die gewebliche Differenzirung aus dem Protoplasma der primitiven Zelle vor sich. Weniger auffallend ist der Kern betheiligt, obschon auch an ihm Veränderungen wahrnehmbar sind. Wo eine aus dem Protoplasma different gewordene Substanz die Hauptrolle spielt, tritt der Kern in untergeordnete Verhältnisse.

Die Gewebe zerfallen nach dem Verhalten ihrer Formelemente in mehrere grössere Abtheilungen, die ich als Epithelgewebe, Gewebe der Bindesubstanz, Muskel- und Nervengewebe aufführe. Die beiden ersteren repräsentiren die niederen Formen, die man als vegetative Gewebe von den beiden anderen, animalen Geweben, unterscheiden kann. Der Unterschied beider Gruppen liegt in der Qualität der Differenzirung, indem die Differenzirungsproducte der ersten sich mehr passiv zum Organismus verhalten, indess die der andern in die Aeusserung der Lebenserscheinungen des Organismus selbstthätig eingreifen. Die vegetative Gewebsgruppe oder ihr analoge Gewebe finden ausserdem ihre grösste Verbreitung im Pflanzenreiche, indess die animale in letzterem fehlt und die für die Thiere charakteristischen Einrichtungen liefert. Alle anderen sonst noch unterschiedenen Gewebe sind entweder gar keine selbstständigen Gewebe, sondern viel zusammengesetztere, aus mannichfachen Geweben bestehende Bildungen, oder es sind den einzelnen oben aufgeführten Kategorien unterzuordnende Gewebsformen oder sogar blosse Bestandtheile von solchen. Bei der Herbeiziehung aus mehreren Geweben bestehender Gebilde, als »zusammengesetzte Gewebe« u. dergl. löst sich der Begriff des Gewebes auf.

A. Vegetative Gewebe.

Epithelien.

§ 18.

Aneinandergelagerte Zellen, die in einfacher oder mehrfacher Schichtung Oberflächen des Körpers bedecken oder die Wandungen von Binnen-

räumen auskleiden, werden als »Epithelien« bezeichnet. Das **Epithelgewebe** besteht somit einfach aus Zellen. Es ist dadurch von anderen unterschieden, dass bei ihm die Zelle ihre ursprünglichen Verhältnisse wenigstens in Bezug auf die Anlagerung beibehält. Die Epithelien repräsentiren die phylogenetisch und deshalb auch ontogenetisch älteste Gewebsform. Als epitheliale Zellenstraten erscheinen die **Keimblätter**, die ersten organologischen Differenzirungsproducte der aus der Theilung des Eies hervorgehenden Zellenmassen. Die Formen der Epithelzellen sind sehr mannichfaltig und bieten Anhaltepunkte zur Unterscheidung vielartiger Bildungen. Das Protoplasma der Epithelzellen ist sehr häufig nicht mehr gleichartig, sondern ist durch membranartige Verdichtung seiner äussersten Schichte in eine Differenzirung eingegangen. Diese zeigt sich an mehrschichtigen Epithelien vorwiegend in den oberflächlicheren Lagen, indess in den tieferen die Membranlosigkeit der Zellen auf einen jüngeren Zustand hinweist.

Eine andere Differenzirung besteht darin, dass die oberflächliche Schichte der Epithelzellen an der nach aussen oder gegen einen Binnenraum des Körpers gewendeten Fläche feine, bewegliche Fortsätze entwickelt, welche, während des Lebens der Zelle in Schwingungen begriffen, als Wimperhaare, Cilien, bezeichnet werden. Die Haare an diesen **Flimmer-** oder **Wimperzellen** finden sich bald einzeln, als **Flagellum**, bald zu vielen beisammen als **Cilia**. Im ersteren Falle läuft die Zelle in einen feinen Fortsatz aus, sie stellt eine **Geisselzelle** vor. Solche sind besonders bei niederen Thieren verbreitet. Die Wimperhaare sind Producte einer Differenzirung, da ihre Bewegung nicht einfach von der bereits am Protoplasma bestehenden Contractilität geleistet wird. Bei manchen niederen Organismen bilden sich Wimperhaare vorübergehend, um alsbald wieder eingezogen zu werden, und ihre Substanz mit dem Protoplasma zu verschmelzen. Dadurch geben sie sich als Differenzirung des Protoplasma kund, und lassen ihre Bewegungserscheinungen aus einer mit den Bewegungen des Protoplasma gemeinsamen Quelle geflossen erkennen. Für die differenzirteren Formen der Wimperhaare hat die Nachweisbarkeit dieser Identität aufgehört.



Fig. 6. Geisselzellen, *a* eines Hydroidpolypen, *b* einer Spongia (Kragenzelle).

An den gleichen Flächen zeigen manche Epithelien noch eine andere Differenzirung. Wie die Membranbildung als eine in der gesammten Peripherie der Zelle zu Stande kommende Veränderung der oberflächlichen Protoplasmaschichte sich darstellt, so kann derselbe Vorgang, auf einen bestimmten Theil der Zelloberfläche beschränkt, aber intensiver entwickelt, zur Bildung einer partiellen Verdickung der äussersten Protoplasmaschichte führen. An der nach aussen gekehrten Fläche jeder Zelle befindet sich dann eine verschieden dicke Lage einer vom Protoplasma

differenten Substanz, die aber meist ohne scharfe Grenze mit demselben zusammenhängt. Wenn diese aus dem Protoplasma der Zellen in einer Schichte abgeschiedene Substanz sich noch weiter differenzirt, so dass der von jeder Zelle gelieferte Antheil mit dem der benachbarten inniger zusammenhängt, als mit der Zelle selbst, so entstehen daraus homogene Membranen, Cuticulae. Sie werden eine Schichtung erkennen lassen, wenn ihre Absetzung eine ungleichmässige ist, und wenn allmählich noch weitere Veränderungen in ihnen stattfinden, so dass jeder neue Ansatz sich von dem vorausgegangenen unterscheiden lässt. Je verschiedener der diese Cuticularbildungen zusammensetzende Stoff vom Protoplasma der Zellen ist, die ihn abgesetzt haben, um so weniger wird man ein unmittelbares Eingehen des Protoplasma in ihn annehmen können, und die Cuticularbildung stellt sich damit um so schärfer in die Reihe der Abscheidungen. Geht die Cuticularbildung nicht gleichmässig an der Oberfläche der einzelnen Zellen vor sich, so werden von der absondernden Zellschichte Protoplasmafortsätze in die abgesonderte Schichte einragen, welche dann von, jenen entsprechenden, meist sehr feinen Canälen (Porencanälen) durchsetzt wird. Die Cuticularbildungen bieten sehr verschiedene Consistenzgrade, und zeigen von weicher Beschaffenheit alle Uebergänge zu bedeutender Festigkeit. In letzterem Zustande werden sie vielfach zu Stützorganen verwendet. Sie bestehen dann in der Regel aus einem als »Chitin« bezeichneten Stoffe. Solche chitinisirte Cuticularbildungen sind bei Wirbellosen in grosser Verbreitung anzutreffen.

§ 19.

Die absondernde Thätigkeit der Zellen ausgedehnter Epithelschichten kann auch tropfbarflüssige oder selbst gasförmige Stoffe liefern. Damit treten die Epithelien in andere Beziehungen zum Haushalte des Organismus, sie liefern nicht mehr zum Aufbaue des Organismus verwendete Substanzen. Dadurch wird der Uebergang zu jenem Zustande der Epithelialbildungen vermittelt, in welchem Theile von Epithelien als ein in bestimmter Richtung fungirendes Gewebe auftreten, welches man als Drüsengewebe bezeichnet. Da zwischen den zu Absonderungsorganen, Drüsen, verwendeten Zellencomplexen und den Epithelien immer ein unmittelbarer Zusammenhang gegeben ist, der entweder beständig dauert, wie dies für die Mehrzahl der Drüsen gilt, oder doch für die Anlage der Drüse vorhanden ist, so stellt das Drüsengewebe nur eine durch Differenzirung entstandene Modification des Epithelialgewebes vor, und besteht wie dieses stets aus Zellen. Im einfachsten Zustande erscheinen einzelne Zellen einer Epithelschicht in jener secretorischen Bedeutung, fungiren als Drüsenzellen, indem sie einen Stoff bilden und absondern, der von den anderen nicht geliefert wird. Daraus entstehen die einzelligen Drüsen. Sie bleiben entweder zwischen den andern in unveränderter Lage, oder sie treten mit

ihrem Körper unter das Niveau des Epithels, um mit einem dünnen, durch die Zellmembran gebildeten Ausführgange zwischen den Zellen des Epithels auszumünden. (Fig. 7.) Vergrössert sich die absondernde Oberfläche, ohne dass das gesammte Epithel der Fläche dabei betheiligt ist, so entstehen Wucherungen des Epithels unter die von ihm eingenommene Fläche, woraus räumlich vom Epithel mehr oder minder sich entfernende Bildungen, Grübchen, Säckchen, Blindschläuche hervorgehen, die durch neue Wucherungen sich wieder compliciren können. Das der ursprünglichen Epithelschichte unterliegende Gewebe bildet, jenen Wucherungen folgend, Umhüllungen für dieselben, verhält sich aber dabei, wie complicirt auch Verästelungen und dergl. jene vom Epithel ausgehende Wucherungen gestalten mögen, in demselben Sinne, wie vorher zur ebenen Epithelschichte.

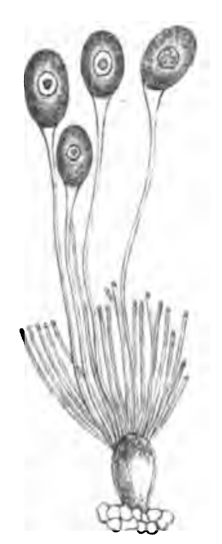


Fig. 7. Einzellige Drüsen. Vordere Speicheldrüsen der Ameise (nach STEIN).

Die Drüse als different gewordenes Organ erscheint also als eine Einsenkung des Epithels in das unter diesem liegende Gewebe. Bei den ausgeprägteren Drüsenformen tritt an den in die Drüsenbildung eingegangenen Zellen eine fernere Differenzirung ein. Dieselben scheiden sich in solche, welche secerniren, somit eigentliche Drüsenzellen vorstellen, und in solche, welche den secernirenden Theil der Drüse mit der indifferent bleibenden Epithelschichte verbinden, und im Gegensatze zum secernirenden Abschnitte der Drüse, Epithelien der Ausführgänge vorstellen.

Bindesubstanzen.

§ 20.

Die beim Epithelialgewebe zur Bildung homogener Membranen führende Erscheinung kann durch die Ausdehnung über die ganze Peripherie je einer Zelle, sowie durch fortgesetzte Wiederholung zu grösserer Bedeutung gelangen. Schon bei den Epithelien findet sich nicht selten eine dünne Zwischenschicht: Kittsubstanz. Indem die von dem Protoplasma einer Summe von Zellen different gewordene Substanz zwischen den mit unverändertem Protoplasma versehenen Zellen allmählich sich vermehrt, werden die Zellen von einander geschieden. Es bildet sich ein Gegensatz zwischen der Zelle, dem Bildenden, und der Intercellularsubstanz, dem Gebildeten. Eine Anzahl im Grossen sehr verschiedener Gewebe zeigt jenes Gemeinsame im feineren Baue. Man bezeichnet sie mit dem Namen der Bindesubstanzen, da die Mehrzahl der hierher-

gehörigen Gewebe zur Verbindung anderer Gewebe zu Organen oder Organsystemen verwendet wird.

Die Eigenthümlichkeiten dieser Gewebe gehen theils aus dem Verhalten der Zellen an sich, theils aus ihrem Verhältnisse zu der Intercellularsubstanz, theils aus der chemisch-physikalischen Constitution der Intercellularsubstanz hervor, sind aber nicht überall gleich scharf ausgeprägt. Der letztere, räumliche Uebergänge der einen Gewebsform in die andere erkennen lassende Umstand, sowie die Thatsache, dass auch zeitlich solche Uebergänge stattfinden, bilden einen wichtigern Anlass zur Vereinigung als das durch mannichfache Verschiedenheiten wieder aufgewogene Gemeinsame des Baues. Die einzelnen hieher gehörigen Gewebe sind: 1) zelliges Bindegewebe, 2) Gallertgewebe, 3) faseriges Bindegewebe, 4) Knorpelgewebe, 5) Knochengewebe.

§ 21.

Das Bindegewebe ist in folgende Unterabtheilungen zu sondern.

1) Das zellige Bindegewebe (blasiges Bindegewebe) stellt die einfachste Form vor. Es wird aus rundlichen oder länglichen Zellen gebildet, die nur durch spärliche Intercellularsubstanz geschieden sind. Die Zellen sind häufig mit vacuolenartigen Räumen ausgestattet, welche mit einer Flüssigkeit gefüllt sind. Die Intercellularsubstanz tritt in Form von Zellmembranen auf, welche die auseinanderliegenden Zellen sich verbinden lassen, indem sie benachbarten Zellen gemeinsam sind. In anderen Fällen ist sie reichlicher vorhanden, ohne dass sie gegen die Zellen vorherrscht. Die Differenzirung des Protoplasma von der Intercellularsubstanz zeigt sich auf verschiedenen Stufen. In grösserer Verbreitung findet sich dieses Gewebe bei Gliederthieren und Mollusken. Bei Wirbelthieren setzt es die Chorda dorsalis zusammen.

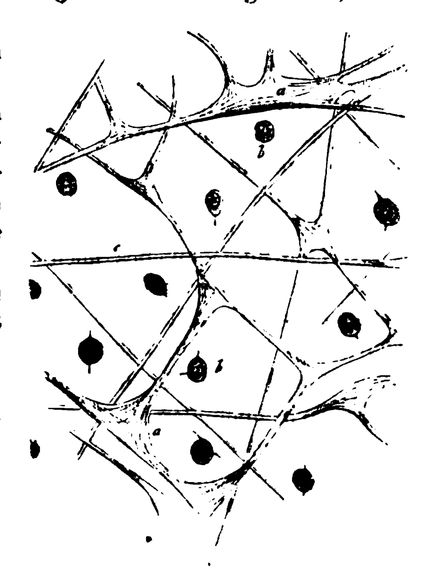


Fig. 8. Aus der Gallertsubstanz der Scheibe von Aurelia aurita mit Jodserum behandelt. Nach M. Schultze. 500mal vergr. *a* Verästelte Faserzüge, in welchen keine Zellen bemerkbar sind. *b* In der homogenen Gallerte zerstreute Zellen mit Fortsätzen, die hier grösstentheils eingezogen erscheinen.

2) Das Gallertgewebe (Schleimgewebe) zeichnet sich durch die weiche, gallertige Beschaffenheit der Intercellularsubstanz aus, die meist glasartig durchscheinend sich darstellt. In der letzteren liegen bald rundliche

von einander völlig getrennte, bald spindelförmige oder verästelte Zellen, welche häufig mit ihren Fortsätzen mit einander vereinigt sind. Auch Stränge von Zellen kommen vor. So kommt ein feines, die Gallerte durchziehendes Netzwerk zu Stande, dessen Bälkchen in weiterer Differenzirung fester werden und in Fibrillen zerfallen können. Auch an der Intercellularsubstanz tritt zuweilen eine solche Sonderung auf, so dass Faserzüge bemerkbar werden, an denen keine Zellen betheiligt sind. Die Verbreitung dieses Gewebes findet sich bei vielen niederen Thieren, im Schirm der Medusen (Fig. 8), im Integumente der Heteropoden etc.

3) Faseriges Bindegewebe stellt eine weitere Entwickelungsstufe der vorhergehenden Gewebsform vor. Die Formelemente erscheinen als längliche oder verästelte Zellen, die in eine aus Faserzügen und Bündeln bestehende Intercellularsubstanz eingebettet sind. Letztere ist zum grossen Theil aus einer Sonderung von Seite der Zellen entstanden, wie aus der Entwickelung des Gewebes hervorgeht. Auf dieselbe Weise ist auch zu ersehen, dass ein Theil des Fortsätze aussendenden Protoplasma sich unmittelbar in Fibrillen und Faserbündel differenzirt, die wieder von der früher gebildeten mehr oder minder homogenen Intercellularsubstanz sich gesondert zeigen. Die Faserung der Intercellularsubstanz zeigt sowohl bezüglich der Dicke als auch der Verlaufsrichtung viele Verschiedenheiten. Die Anordnung der meist wellig gebogenen Fasern ist bald parallel, bald netzförmig, und dem entspricht in den früheren Zuständen die Lagerung der Zellen und ihrer Ausläufer.

Nach der Beschaffenheit der Intercellularsubstanz unterscheidet man lockeres und straffes Bindegewebe, letzteres wird auch als »Sehnengewebe« bezeichnet, wenn die Faserzüge dabei eine parallele Anordnung darbieten. Ausser der Differenzirung in Fibrillen, die bei Behandlung mit Säuren und Alkalien aufquellen, zeigt sich in der Intercellularsubstanz des faserigen Bindegewebes noch eine andere Faserform, welche gegen jene Agentien grösseren Widerstand leistet, und wegen ihrer elastischen Eigenschaft als »elastisches Gewebe« bezeichnet wird. Dasselbe ist wegen seiner Beziehung zur Intercellularsubstanz keine selbständige Gewebsform, sondern nur eine Modification des Bindegewebes.

Da, wie oben bemerkt, ein Theil der Intercellularsubstanz durch spätere Differenzirung des Protoplasma der Zellen entsteht, so stellen die im ausgebildeten Bindegewebe vorhandenen Formelemente nur die Reste der ursprünglichen Zellen vor. Je nach der Menge des verbrauchten, in Fasergebilde übergeführten und damit der Intercellularsubstanz einverleibten Protoplasma ist der Kern der Bindegewebzellen von verschieden grossen Mengen Protoplasma umgeben, oder es ist alles Protoplasma verschwunden, wie aus dem Vorkommen blosser Kerne in den Faserzügen von Bindegewebe hervorgeht. Wo noch Protoplasma sich sammt dem bezüglichen Kerne forterhält, wo also noch eine Zelle nach dem oben aufgestellten Begriffe vorhanden ist, kann diese wieder neue Veränderungen

eingehen, die so vielartig sind, dass das Bindegewebe dadurch sich zu dem an Differenzirungserscheinungen reichsten Gewebe gestaltet.

§ 22.

1) Knorpelgewebe wird durch Zellen charakterisirt, die in einer festeren Intercellularsubstanz lagern. Die Zellen besitzen nur in selteneren Fällen deutliche, leicht wahrnehmbare Ausläufer, scheinen vielmehr in der Regel von der runden Grundform wenig abzuweichen oder sind oval oder spindelförmig. Die Intercellularsubstanz ist in verschiedener Menge vorhanden. Ihre grössere Rigidität gibt einen Unterschied von jenen Formen des Bindegewebes, die gleichfalls einfache Formelemente bei gleichartiger Intercellularsubstanz besitzen. Durch jenes Verhalten ist das Knorpelgewebe geeignet, als Stützapparat zu fungiren. Bei sehr spärlich vorhandener Intercellularsubstanz sind die Zellen vorherrschend, und erstere erscheint dann in Form von dünnen Membranen, woraus sich ein unmittelbarer Anschluss an das blasige Bindegewebe ergibt. Bei solchen Zellen nimmt das Protoplasma nicht selten eine bestimmte Anordnung an, bildet Züge, die vom Kerne ausgehend an der Peripherie zusammenfliessen, und durch Flüssigkeit führende Lücken von einander getrennt sind (Fig. 9). In dem Maasse als die Intercellularsubstanz nur eine dünne Schichte bildet, scheint dieses Gewebe dem Knorpelgewebe ferne zu stehen. Am Protoplasma dieser bei Medusen vorkommenden Stützzellen sind Strömungserscheinungen wahrzunehmen.

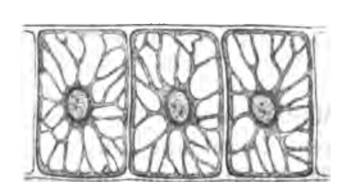


Fig. 9. Knorpelzellen aus dem Tentakel einer Meduse (Cunina).

Nimmt die Intercellularsubstanz zu, so ist sie entweder gleichartig (hyaliner Knorpel), oder sie geht ganz nach Art des Bindegewebes, fernere Differenzirungen ein, die aber das Verhältniss zu den Zellen wenig berühren. Ein Zerfallen der Intercellularsubstanz in Fasern liefert den Faserknorpel, das Auftreten elastischer Netze in derselben lässt elastischen Knorpel hervorgehen. Durch allmähliche Umänderungen der Intercellularsubstanz sowie der Zellen geht das Knorpelgewebe in faseriges Bindegewebe über und deutet so auf eine engere Zusammengehörigkeit dieser Gewebsformen hin. Auch die Zellen bieten in einzelnen Fällen bedeutendere Modificationen, indem sie verlängert sind, oder sternförmige Ausläufer zeigen, welche mit benachbarten zusammenhängen (z. B. bei manchen Selachiern oder, noch reicher entfaltet, bei Cephalopoden). Dadurch erscheint die Intercellularsubstanz von den Ausläufern der Zellen durchzogen (Fig. 10). Was hier in grossem Maasstabe ausgeführt ist, macht sich auch am gewöhnlichen Hyalinknorpel mit scheinbar scharf abgegrenzten Zellen geltend, indem auch da von letzteren,

allerdings feinste Fortsätze die Intercellularsubstanz durchsetzend beobachtet werden können.

Die Intercellularsubstanz des Knorpelgewebes ist immer von dem Protoplasma der in ihren Höhlungen liegenden Knorpelzellen unterschieden. Nichts destoweniger ist die letztere als ein Abscheidungsproduct der Zellen anzusehen, welches eben durch Sonderung aus dem Protoplasma hervorging. Nicht selten zeigt sich am hyalinen Knorpel die von einer Zelle abgesonderte und mit dieser Differenzirung ausserhalb des Organismus der Zelle liegende, somit intercelluläre Substanz in Form einer die Zelle kapselartig umgebenden Schichte, die man früher als eine zur Zelle gehörige Zellmembran ansah. Indem für ganze, aus Theilung Einer Zelle entstandene, mehrfache Generationen vorstellende Gruppen von Zellen häufig solche »Kapseln« nachweisbar sind, hat man darin Mutter- und Tochterzellen etc. erblickt, und die Erscheinung als endogene Zellbildung gedeutet. In der That sind jene »Kapselsysteme« nur der Ausdruck von nicht homogenisirten Abscheidungen mehrfacher, aus einander hervorgegangenen Zellengenerationen. Der ganz allmähliche Uebergang von Knorpelgewebe, welches solche Kapseln erkennen lässt, in Gewebe mit völlig homogener Intercellularsubstanz, lehrt, dass wir es hier nur mit verschiedenen Differenzirungszuständen einer und derselben abgesonderten Substanz zu thun haben, bei der der erste Zustand durch eine in zeitlichen Intervallen erfolgte, der zweite durch eine gleichmässig ablaufende Abscheidungsthätigkeit der Zelle entstand.

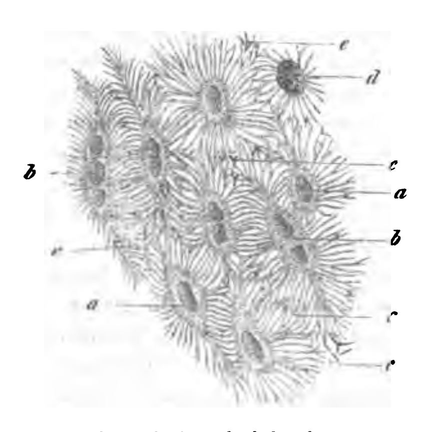


Fig. 10. Knorpel eines Cephalopoden. *a* einfache, *b* in Theilung begriffene Knorpelzellen. *c* Knorpelcanälchen. *d* leere Knorpelkapsel mit Poren. *e* Durchschnitte von Knorpelcanälchen. (Nach M. FÜRBRINGER.)

Durch die Anastomosen von Ausläufern der Knorpelzellen tritt das Knorpelgewebe dem folgenden sehr nahe, und ist nur durch die Beschaffenheit der Intercellularsubstanz von ihm verschieden.

§ 23.

5) Knochengewebe. Diese festeste Form der Bindesubstanzen besteht aus einer mit Kalksalzen verbundenen organischen Intercellularsubstanz, in welcher Zellen mit anastomosirenden feinen Ausläufern vorhanden sind, oder sie wird durch eine feste, der vorigen gleiche Grundsubstanz dargestellt, in welcher keine ganzen Zellen, sondern nur deren Ausläufer vorkommen, die sie in Gestalt feiner Canälchen durchziehen.

Es sind demnach zwei *Formzustände des Knochengewebes* auseinander zu halten. In die Zusammensetzung des einen gehen Zellen ein, die bei dem anderen nur feine Fortsätze in die Porencanäle der festen Grundsubstanz aussenden.

Das Gewebe mit Knochenzellen ist das verbreitetste; es findet sich in den Skeletbildungen aller Wirbelthierklassen, während das Knochengewebe mit blossen Canälchen im Skelete mancher Fische sich vorfindet, und sonst eine allgemeine Verbreitung nur in den Zahnbildungen der Wirbelthiere hat (Zahnbein).

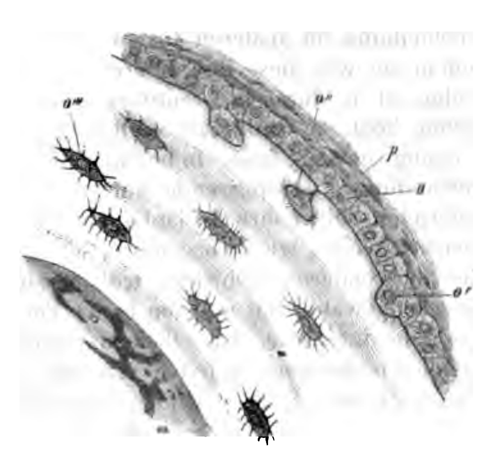


Fig. 11. Querschnitt des Femur von Rana. *o* Osteoblastschichte. *o' o''* Zellen zu Knochenzellen werdend. *o'''* Eine Knochenzelle. *p* Periost. *m* Markhöhle.

Die Genese des Knochengewebes klärt die Beziehungen der Intercellularsubstanz zu den Zellen auf. Die zelleneinschliessende Form kann auf eine zweifache Weise entstehen. Einmal durch Verknöcherung von Bindegewebe. Indem dessen Intercellularsubstanz durch Verbindung mit Kalksalzen sklerosirt, werden die in ersterer vorhandenen Zellen zu Knochenzellen, die sich mit ihren Ausläufern durch Porencanäle in der Intercellularsubstanz unter einander in Verbindung setzen. Zweitens entsteht dasselbe Gewebe dadurch, dass indifferent erscheinende Zellen eine sklerosirende Substanz abscheiden, die lamellenartig geschichtet sich ablagert, und in welche die absondernden Zellen feine Protoplasmafortsätze einsenden (Fig. 11 *o*). Die Abscheidung jener Substanz geht durch Umwandlung eines Theiles des Zellprotoplasma vor sich. Indem dieses sich differenzirt, gehört es nicht mehr der Zelle an, ist also von ihr abgesondert. Indem einzelne der absondernden Zellen (*o' o''*) ihre Thätigkeit sistiren, während die ihnen benachbarten darin fortfahren, kommen sie allmählich in eine Schichte von Intercellularsubstanz zu liegen, die sie fernerhin umschliesst und sie so zu Knochenzellen (*o'''*) umwandelt. Durch feine Fortsätze stehen die Zellen der absondernden Schichte (Osteoblasten) mit den bereits eingeschlossenen Zellen (Knochenzellen) in continuirlichem Zusammenhange und dadurch ist jede der ersteren befähigt, zu einer Knochenzelle zu werden.

Eine ganz analoge Entstehungsweise besitzt die andere Form des Knochengewebes, soweit ihre Geschichte aus der Entwickelung des Zahnbeines genauer bekannt ist. Auch hier wird durch eine Zellenschichte eine sklerosirende Substanz abgeschieden, in welche die Zellen zugleich Aus-

läufer senden, welche somit wieder Porencanäle durchziehen. Anstatt aber nach und nach in diese extracelluläre Substanz einzutreten, bleiben die Zellen (Odontoblasten) stets ausserhalb derselben, und stehen mit denselben nur durch ihre Ausläufer in Verbindung. Die abgeschiedene Substanz ist also von feinen parallelen Canälchen durchzogen (sogenannte Zahncanälchen, da sie im Zahnbein zuerst bekannt wurden). Diese Form des Knochengewebes verknüpft sich trotz des differenten Verhaltens der Erscheinung im späteren Zustande doch sehr innig mit der ersten Form, indem sie wie diese ihre Intercellularsubstanz durch Abscheidung von Zellen, d. h. durch Differentwerden eines Theiles des Protoplasma, entstehen lässt. Noch inniger wird die Verbindung, wenn man den ersten Vorgang ins Auge fasst. In beiden Fällen wird eine homogene durch Kalkverbindungen sklerosirende Substanz abgesondert, in welche die sie liefernden Zellen ihre Ausläufer absenden. Schreitet dieser Vorgang in gleicher Weise, wie er begonnen, weiter, so dass nie eine ganze Zelle in die abgesonderten Schichten tritt, so führt er zur Bildung von jenem Knochengewebe, das nur von feinen Porencanälchen in meist parallelem Verlaufe durchzogen ist. Bleiben einzelne der absondernden Zellen allmählich in der abgesonderten Substanz zurück, so wird letztere zu einer Knochenzellen umschliessenden Intercellularsubstanz, und bildet so die andere Form des Knochengewebes.

Formelemente der ernährenden Flüssigkeit.

§ 21.

An das Bindegewebe knüpft sich enge die Entstehung von Zellen, welche in der ernährenden Flüssigkeit des Körpers suspendirt, die Formelemente derselben vorstellen. Wenn man jenes Fluidum als eine Intercellularsubstanz auffassen möchte, so wäre das Ganze der ernährenden Flüssigkeit einem Gewebe vergleichbar, das von den andern Geweben der Bindesubstanzreihe sich wesentlich nur durch seinen flüssigen Zustand unterscheidet. Würde ihm durch letzteren auch eine andere Rolle zuzuerkennen sein, so läge dieselbe doch noch völlig innerhalb der Reihe vegetativer Functionen.

Auch ohne das Gewicht dieser Beziehung sind jene Formelemente hieher zu zählen, da sie aus demselben Gewebe, welches die Bahnen der ernährenden Flüssigkeit umwandet, ihre erste Entstehung nehmen. Soweit diese Verhältnisse bekannt sind, tritt bei den im Mesoderm auftretenden Sonderungsvorgängen ein Theil der es vorstellenden Zellen nicht in Verbindung mit den anderen, und erhält sich isolirt in dem jene Räume oder Canäle füllenden Fluidum, welches man als Blut zu bezeichnen pflegt. Diese Formelemente stellen dann die Blutzellen vor. Im Bereiche wirbelloser Thiere erscheinen dieselben in der Regel auf der Stufe völlig

indifferenter Zellen, aus einem Kerne (Fig. 12 n und Protoplasma bestehend, welches letztere amöboide Bewegungen ausführt. Unter den Vertebraten erhalten sich diese Formelemente bei den Cranioten als Lymphzellen, indess die eigentliche Blutflüssigkeit von jenen niedern Formen stammende, allein bedeutend veränderte Elemente führt. Diese haben mit ihrer Differenzirung die Veränderlichkeit der Form eingebüsst, erscheinen als rundliche oder ovale Scheiben, in denen bei Säugethieren auch der bis dahin noch vorhandene Kern verschwunden ist.

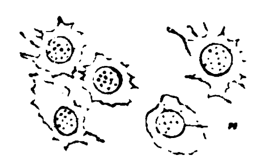


Fig. 12. Blutzellen eines Krebses (Maja squinado) mit Protoplasmafortsätzen. n Nucleus

B. Animale Gewebe.

§ 25.

Sowohl im Epithelialgewebe wie in den Geweben der Bindesubstanzreihe bietet das Differenzirungsproduct des Protoplasma nur Erscheinungen, die auf das Bereich vegetativer Vorgänge beschränkt sind. Mit dem Auftreten einer höher potenzirten contractilen Substanz als einem Sonderungsproducte des Protoplasma entsteht ein neues Gewebe, das als contractiles oder **Muskelgewebe** bezeichnet wird. Die Contractilität äussert sich aber nicht mehr automatisch, sondern nur auf Reize, die den Formelementen vom Nervensystem her zufliessen. Dadurch sind die contractilen Formelemente des Muskelgewebes von der indifferenten, durch ihr Protoplasma gleichfalls contractilen Zelle wesentlich unterschieden. Sie setzen die Existenz eines anderen Gewebes, des Nervengewebes voraus, sowie dieses wiederum jenes bedingt. Diese innigen Beziehungen offenbaren ein causales Verhältniss in der Phylogenese beider Gewebe. Beiderlei Elemente differenziren sich aus einem einzigen, der Neuromuskelzelle, die bei manchen Cölenteraten das Formelement für beide Gewebe repräsentirt (Fig. 13). Sie entspricht einem indifferenten Zustand der animalen Gewebe, die hier noch gar nicht als discrete Gewebe bestehen. Das den Ausgang der Differenzirung bildende Gewebe ist keine neue Bildung. Es ist die äusserste aus Zellen bestehende Körperschichte (Ectoderm), die ein Epithel darstellt. Das Neuromuskelgewebe ist also eine Differenzirung des Epithelialgewebes, und dadurch verknüpft es sich mit einem einfacheren Zustande. Von anderen Epithelzellen kaum unterscheidbare Zellen senden an ihrer Basis je einen bandartigen Fortsatz aus, der mit den ande-

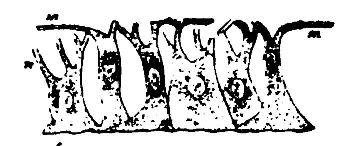


Fig. 13. Neuromuskelzellen von Hydra. n Fortsätze der Zellen. m Contractile Fasern. Nach KLEINENBERG.

ren eine unter dem Epithel liegende Längsfaserschichte zusammensetzt. Diese repräsentirt eine contractile Schichte, deren Elemente, Fasern (*m*) von den Epithelzellen ausgehen. Während die epithelialen Zellen der äusseren Körperschichte in ihrem indifferenten Zustande einen niedern Grad von Sensibilität und Contractilität vereinigten, ist ihnen erstere geblieben, indess die letztere in höherer Potenzirung einem vom Protoplasma different gewordenen Fortsatze, nunmehr einem Anhangsgebilde der Zelle zukommt. Darin erscheinen die ersten Anfänge der in höher differenzirten Zuständen in dem Zusammenhang von Ganglienzelle, Nervenfaser und Muskelfaser ausgesprochenen Einrichtung. Wenn wir annehmen, dass die in diesem Falle nur als Fortsätze von Zellen erscheinenden Fasern einen Kern erhalten, indem das Theilungsproduct des Kernes der Zelle allmählich auf die Faser gelangt, dass ferner die Neuromuskelzelle nicht mehr so unmittelbar, sondern durch einen gesonderten Fortsatz mit der somit gleichfalls selbständiger gewordenen contractilen Faser sich verbindet, so ist damit ein Uebergang zu jenem differenzirteren Zustande gegeben. Nerven wie Muskeln erscheinen von diesem Gesichtspunkte aus als die Producte der Sonderung einer und derselben Gewebsschichte, die wir weiter unten als »Ectoderm« werden kennen lernen. Damit wird zugleich ein physiologisches Postulat erfüllt; denn es ist völlig undenkbar, dass Nerv oder Muskel in ihren Elementen einmal von einander gesondert bestanden, und dass der die Functionen beider bestimmende Zusammenhang das Ergebniss einer späteren Verbindung sei.

Muskelgewebe.

§ 26.

Hinsichtlich des specielleren Verhaltens scheiden sich die Formelemente des Muskelgewebes in zwei Abtheilungen. Die eine besteht aus einfacher gestalteten Zellen, die andere wird durch Fasern dargestellt, welche aus Zellen-Aggregaten hervorgehen. oder bei denen eine Vermehrung des Kernes auf die Bildung von Syncytien hinweist. In beiden ist das indifferent gebliebene Protoplasma in geringer Quantität und von untergeordneter Bedeutung für die Leistung des Formelements.

In jeder Abtheilung kann durch weitere Differenzirung der contractilen Substanz ein höherer Zustand der Faser sich ausbilden.

1) Die erste Form bilden zunächst die sogenannten glatten Muskelfasern oder contractilen Faserzellen. Es sind spindelförmige, oft sehr langgestreckte und dann bandartig erscheinende Zellen, an denen von dem indifferenten Protoplasma entweder gar nichts mehr, oder nur ein in der Längsaxe oder an der Peripherie der Zelle liegender Rest sich forterhält. In allen Fällen umschliesst der letztere auch den Kern.

Die contractile Substanz ist homogen und wird äusserlich von einer oft nur schwer darstellbaren Membran abgegrenzt. Die Reaction dieser Muskelfasern auf den Nervenreiz erfolgt langsam.

Durch Differenzirung der contractilen Substanz in einfach und doppelt lichtbrechende Theilchen erscheinen die Fasern quergestreift, und daraus entsteht ein Theil des Gewebes, das man als quergestreiftes Muskelgewebe bezeichnet. Zwischen diesem, aus einfachen, je aus einer Zelle hervorgegangenen Fasern bestehenden, und dem mehr homogenen Fasergewebe finden sich vielfache Uebergangsformen.

2) In der andern Form des Muskelgewebes werden die Elementartheile durch Zellenaggregate (Syncytien) gebildet. Sie entstehen, wie es scheint, meist durch Auswachsen einer Zelle unter Vermehrung des Kernes, so dass sie von einer fortgesetzten unvollkommenen Theilung einer Zelle abgeleitet werden können. Es sind entweder Gebilde, bei denen die contractile Substanz in Gestalt eines Cylinders erscheint, der aussen von einer homogenen Membran (dem Sarkolemma) umhüllt wird, und in seiner Axe mehrfache Kerne mit Protoplasmaresten umschliesst. Oder die contractile Substanz stellt einen soliden Cylinder vor und dann liegen die Kerne mit den Protoplasmaresten auf der Oberfläche, unmittelbar unter dem Sarkolemma. Diese Form theilt sich wieder in zwei Zustände, nach der mehr homogenen oder heterogenen Beschaffenheit der contractilen Substanz.

Im ersten Falle reiht sich der Zustand an den der sogenannten glatten Faserzellen an, von dem er nur dadurch verschieden ist, dass er, nach den mehrfachen, der Faser angehörigen Kernen, nicht eine einfache Zelle, sondern ein Multiplum von Zellen vorstellt. Im zweiten Falle schliesst er sich durch die Differenzirung der contractilen Substanz an die andere Form der einfachen Fasern an, und stellt gleichfalls quergestreifte Fasern vor. Diese entsprechen wieder Mehrheiten von Zellen, wenn sie auch aus einer einzigen Zelle hervorgehen, und ihre Länge durch Auswachsen dieser Einen Zelle erhalten. Reize finden bei den quergestreiften Fasern eine rasche Auslösung.

Nervengewebe.

§ 27.

Mit der Differenzirung des Muskelgewebes im Thierreiche erscheint nach dem oben Bemerkten zugleich das Nervengewebe, welches durch seine Leistungen auch in seinen niederen Zuständen von den übrigen Geweben sich auszeichnet. Es empfängt und leitet Reize, setzt dieselben in Empfindungen um, und erzeugt Willenserregungen. Nach dem formalen Verhalten der Elementartheile sind zweierlei Zustände zu unterscheiden, Nervenfasern und Nervenzellen; die ersteren kommen vorzugs-

weise dem peripherischen Theile des Nervensystems zu und sind die leitenden Gebilde, die letzteren stellen die centralen Elemente vor.

1) Die Nervenfasern treten in verschiedenen, als Differenzirungsstadien anzusehenden Verhältnissen auf.

a) In der einfachsten Form erscheinen sie als langgestreckte, homogene, bandartige Züge zusammensetzende Fasern, die so wenig von einander scharf abgegrenzt sind, dass sie nur in Form von Streifungen sich darstellen. In solchen Nervenstämmchen und deren Verästelungen ist bei der Mehrzahl der Wirbellosen die Beziehung zu den histiologischen Formelementen noch nicht ausreichend ermittelt, selbst die Frage ist noch nicht entschieden, ob die vielfachen Streifungen der Nervenstämmchen der Ausdruck einer Zusammensetzung der letzteren aus discreten Fasern sind. Das Vorkommen von Kernen an diesen Bildungen ist das einzige auf Beziehungen zu Zellen Hinleitende. In anderen Fällen sind zu Bündeln vereinigte Fasern als Einzelbildungen unterscheidbar; die Faser besteht aus anscheinend homogener Substanz, die oberflächlich durch eine zarte Hülle abgegrenzt ist, unter welcher Kerne sich finden. Um die Kerne sind zuweilen Protoplasmareste unterscheidbar, die den übrigen Theil der Faser als eine differente Substanz erscheinen lassen. Dadurch stellt sich der Bau der Nervenfaser mit der Muskelfaser auf eine histiologisch ähnliche Stufe, und die Verschiedenheit liegt nur in der Qualität des differenzirten Protoplasma, das in dem einen Falle Muskelsubstanz, in dem anderen Nervensubstanz hervorgehen liess. Diese Fasern finden sich ausser bei Wirbellosen noch bei Amphioxus und den Cyclostomen verbreitet. Die höheren Vertebraten besitzen sie nur im Bereiche des sympathischen Nervensystems.

b) Ein zweiter Zustand der Nervenfaser wird durch eine weitere Differenzirung gebildet. Die unter einer bald sehr zarten, bald stärkeren Hülle liegende Nervensubstanz zeigt sich nämlich in einen die Axe der Faser durchsetzenden Strang, den Axencylinder, und in eine diesen umgebende fetthaltige Substanz gesondert. Die letztere, der Markcylinder (Markscheide), verleiht der Nervenfaser stark lichtbrechende Conturen, und kann vom Axencylinder nur künstlich getrennt werden. Die den Markcylinder umgebende homogene Scheide — das Neurilemma — zeigt Kerne als Reste von Zellen, aus denen die Faser hervorging. Diese Form kommt, so viel bis jetzt bekannt, nur bei den gnathostomen Wirbelthieren vor.

2) Das andere Formelement des Nervengewebes wird durch Zellen dargestellt, die man, da sie vorzüglich in Anschwellungen des Nervenapparates (den Ganglien) vorkommen, als Ganglienzellen bezeichnet. Sie repräsentiren die centralen Apparate. Ihre Substanz zeigt eine meist feinkörnige Beschaffenheit, doch mit manchen hier nicht näher auseinanderzusetzenden Eigenthümlichkeiten. Der in der Regel mit deutlichem Kernkörperchen versehene Kern liegt inmitten der granulirten Substanz,

und diese letztere wird häufig von einer äusseren membranartigen festeren Schichte abgegrenzt. Eine diesen Zellen zugelegte complicirtere Structur wird von jedem Beobachter in wesentlich verschiedener Weise dargestellt, so dass diese Fragen vom Abschlusse noch weit entfernt scheinen.

Die Ganglienzellen besitzen Fortsätze, durch welche sie theils unter sich, theils mit Nervenfasern in Zusammenhang stehen. Sie bilden somit die Ursprungsstellen der Nervenfasern. Inwiefern fortsatzlose, also gänzlich isolirte Ganglienzellen eine Verwendung finden, ist noch nicht festzustellen. Thatsache ist, dass die Annahme solcher immer weiter zurückgedrängt wird. Die Fortsätze der Nervenzellen bieten je nach ihrer Zahl, sowie nach ihrem Verhalten zu den Fasern mehrfache Verschiedenheiten, von welchen nur das hervorgehoben werden soll, dass bei der differenzirten Faser der Axencylinder es ist, der in die Substanz der Zelle sich fortsetzt, während der Markcylinder entfernter von der Zelle aufhört oder vielmehr indifferent wird. Auch das Verhalten des Axencylinders zu den Substanzen der Zelle erscheint mehrfach verschieden, und ist in vielen Punkten noch problematisch.

Solbrig, A., Ueb. d. fein. Structur der Nervenelemente der Gasteropoden. Leipzig 1872.

Entstehung der Organe.

§ 28.

Als Organe sind oben (S. 13) Körpertheile bezeichnet worden, welche mit einer bestimmten, für den Organismus zu leistenden Function betraut sind, und dieser Function gemäss sich darstellen. In diesem allgemeinen Sinne ist jedes Formelement ein Organ, ebenso wie die aus Formelementen zusammengesetzten, in bestimmter Richtung fungirenden Theile es sind. Der Begriff des Organs ist demnach ein relativer. Das veranlasst, die Organe in solche höherer und niederer Ordnung zu scheiden. Die letzteren repräsentiren die Formelemente — Elementarorgane —: Organe höherer Ordnung dagegen sind jene, welche aus Summen von Elementarorganen — Zellen und deren Derivaten (Geweben) — zusammengesetzt sind, und für sich eine einheitliche Function besorgen. Solche Organe höherer Ordnung erscheinen in den niedersten Zuständen thierischer Organisation nur wenige, der Einfachheit des Organismus gemäss. Sie stellen aber die Grundlage vor, auf welcher die allmählich sich ausbildende, nach dem Princip der Arbeitstheilung erfolgende Complication des Organismus durch fortschreitende Differenzirung sich erhebt. Daher können wir jene einfachen Organe höherer Ordnung, aus denen durch Sonderung ganze Organcomplexe hervorgehen, als »Primitivorgane« bezeichnen.

Fassen wir diese Primitivorgane näher ins Auge, so wird es zweckmässig sein, sie an die ersten Sonderungsvorgänge im Organismus anzu-

knüpfen. Denn von daher sind sie ableitbar. Aus der Theilung der Eizelle ist ein Aggregat von kleineren Zellen entstanden, die in ihren Lagerungsbeziehungen sich verschieden verhalten. Ein Theil nimmt das Innere des Organismus ein, ein anderer bildet eine die ersteren umschliessende Schichte, die zugleich den Körper äusserlich abgrenzt. (Fig. 14.) Verbindet sich mit diesem Zustande eine Nahrungsaufnahme im Innern des Körpers, so wird die innere Zellenmasse als Begrenzungsschichte einer verdauenden Cavität verwendet, die einen primitiven Darm vorstellt. Viele Beobachtungen lassen den Vorgang dieser Sonderung zweier Körperschichten als eine Einstülpung erscheinen, die an einer einschichtigen Blase stattfindet. In anderen Fällen wird er in anderer Weise dargestellt, so dass nicht abzusehen ist, ob und in wie weit hier eine für alle Fälle gemeinsame Erscheinung vorliegt. Eine Generalisirung vermeidend wenden wir uns zum Ergebnisse jenes Vorganges. Wir haben alsdann den Organismus aus zwei Zellenschichten zusammengesetzt. Einer äusseren, die als primitives Integument erscheint, Ectoderm, und einer inneren, die eine primitive Darmhöhle einschliesst, Entoderm. An der zu letzterer führenden Mundöffnung gehen beide Schichten in einander über. Die beiden den Körper eines solchen Organismus darstellenden Zellenschichten bieten für diesen die Bedingungen einer selbständigen animalen Existenz. Die äussere ist Schutzorgan und kann sich durch Sprossung von Wimperhaaren auch zum Locomotionsorgan umwandeln, dabei wohl auch respiratorische Functionen vermittelnd. Indem sie Zustände des umgebenden Mediums wahrnimmt, ist sie zugleich Organ der Empfindung. Die innere Schichte besorgt die nutritorischen Functionen, verändert die aufgenommene Nahrung, und lässt das Assimilirbare in ihre Zellen übergehen, von da aus auch die äussere Zellschichte ernährend. Das Unbrauchbare wird durch die Eingangsöffnung wieder entfernt. Wie die physiologische Leistung beider Schichten verschieden ist, so erscheint auch das speciellere Verhalten der sie zusammensetzenden Formelemente ziemlich different, wovon hier nur auf die meist bedeutendere Grösse der Zellen des Entoderms gegen jene des Ectoderms hingewiesen sein soll.

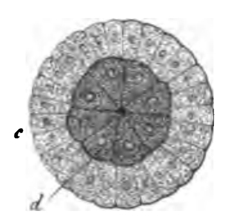


Fig. 14. Sonderung der aus der Dottertheilung hervorgegangenen Zellmasse in eine peripherische c und eine centrale Partie d.

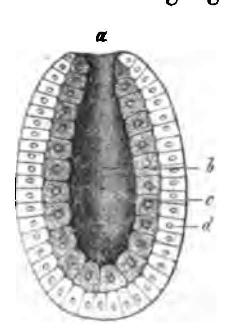


Fig. 15. Schematische Darstellung der ersten Differenzirung des Organismus in Ectoderm und Entoderm, in Verbindung mit der Bildung einer verdauenden Cavität. a Mund. b Darmhöhle. c Entoderm. d Ectoderm. Durchschnittsbild.

Solche Organisationszustände finden wir realisirt im Bereiche niederer Abtheilungen des Thierreiches (Cölenteraten, Würmer), wo sie

niedere Entwickelungsstadien vorstellen. Auch bei höheren Abtheilungen finden sich Andeutungen davon. Man hat diese Form nach dem am selbständigsten gebildeten Organe, dem Darm, als **Gastrula** bezeichnet. Von der Annahme ausgehend, dass solche mit einer Gastrula in den Hauptpunkten übereinstimmende Formen die Anfänge auch aller höheren animalen Organisationsformen bildeten, hat man eine der Gastrula entsprechende Gastraeaform als thierische Urform aufgestellt. Diese **Gastraeatheorie** hat eine Begründung erstens in der Existenz selbständiger an den Typus der Gastraea sich anschliessenden Thierformen, zweitens in der Thatsache, dass in niederen Abtheilungen des Thierreiches die mit einer Gastrula beginnende Anlage des Körpers sich nur wenig über diesen Zustand erhebt, so dass selbst anscheinend bedeutende Complicationen des Organismus immer wieder auf das Bestehen jener beiden Körperschichten zurückführbar sind. Drittens ist das Vorkommen jener beiden das Ectoderm und Entoderm bildenden Zellenschichten in der Körperanlage als eine ganz allgemeine, ausnahmslose, und daher gesetzmässige Erscheinung auch in den höheren Abtheilungen des Thierreiches, sowie deren Beziehung zu den gleichen Functionen, für jene Aufstellung von grösstem Belang, ja es findet das Bestehen jener Schichten in den die Anlage des Körpers zusammensetzenden sogenannten **Keimblättern** erst ein richtiges Verständniss, durch die Beziehung auf eine hypothetische Gastraeaform. Deshalb wird jene Auffassungsweise als eine gerechtfertigte gelten dürfen.

Wir erkennen so die Gastraea als eine Grundform an, und finden in der Differenzirung zweier, einem Ectoderm und einem Entoderm entsprechenden, bis zu den höchsten Stufen des Thierreiches vorkommenden Keimblätter, auf jenen Zustand verweisende, und von ihm abzuleitende Befunde. Allein bei alledem darf nicht verkannt werden, dass wir in dem Nachweise jener Verhältnisse erst bei den Anfängen stehen. Für viele hier in Betracht kommende Punkte liegt die definitive Erledigung noch in der Ferne, und selbst auf scheinbar einfache Verhältnisse, wie die Entstehung der Gastrula, und ihrer beiden Schichten, ist noch wenig Licht gefallen. Zweifelhaft bleibt, ob die der Gastrula vorangehende Form eine einschichtige Blase vorstellt, so dass die Doppelschicht des Leibes durch eine das Entoderm bildende Einstülpung entstehe, oder ob das Entoderm aus einer primitiven inneren Zelllage sich ausbilde. Ebenso wieder ob diese beiden beobachteten Zustände selbständige, oder von einander abzuleitende seien. Für all' das werden fernere Untersuchungen zu entscheiden haben, und in gleichem Maasse wird das Urtheil bis dahin zurückzuhalten sein.

§ 29.

Die beiden, den Leib niederer Thiere während früher Stadien zusammensetzenden und auch in den **Keimblättern** höherer Abthei-

lungen repräsentirten Zellschichten, Ectoderm und Entoderm, lassen zwischen sich eine intermediäre Schichte hervorgehen. Sie bildet das Mesoderm, an dessen Entstehung die beiden andern gleichen Antheil zu haben scheinen. Das Maass dieser Betheiligung ist noch keineswegs bestimmt, wie überhaupt die ersten Sonderungsvorgänge der Körperanlange vielfach genauer Untersuchung bedürfen, und zudem auch keineswegs überall gleich sich darstellen. Diese drei Straten erscheinen in den auf den Theilungsprocess des Eies folgenden Stadien selbst der höheren thierischen Organismen unterscheidbar, und zeigen ihr Auftreten an die erste histiologische Differenzirung geknüpft. Sie stellen die Anlage des Organismus wie einen Keim vor, aus dem der gesammte Organismus durch Differenzirung sich entfaltet.

Jene Anlage des Körpers bietet in den höheren Abtheilungen des Thierreichs zwar zahlreiche Modificationen, und lässt den in der Gastrulaform repräsentirten Zustand um so weniger erkennen, je bedeutender die Differenzirungen sind, welche der Organismus durchläuft, allein in der Hauptsache besteht eine nicht schwer zu erkennende Uebereinstimmung. Das äussere Keimblatt (Ectoderm) bildet die äussere Grenzschichte des Körpers, wie das innere (untere) Keimblatt (Darmdrüsenblatt, Entoderm) die Darmanlage abgibt, und zwischen beiden erscheint dann das mittlere Keimblatt (Mesoderm).

Wie Ectoderm und Entoderm die ersten gesonderten Organe sind, so erscheinen auch die Keimblätter als solche Urorgane, die aus dem frühesten Differenzirungszustande des thierischen Organismus auf spätere und damit höhere Zustände vererbt, nach dem Gesetze der Arbeitstheilung Reihen neuer Organe aus sich hervorgehen lassen. Das Thatsächliche der organologischen Differenzirung der Keimblätter ist noch zu geringen Umfanges, um für alle Organe den Nachweis der Genese aufstellen zu können. Doch gestatten die wenigstens für einige Abtheilungen offenliegenden Thatsachen den Differenzirungsvorgang in den ersten Grundzügen vorzuführen. Aus dem Ectoderm gehen vorwiegend die Organe hervor, welche den Organismus in Beziehung zur Aussenwelt setzen: Schutz- und Stützorgane, Organe der Empfindung (daher sensorisches Blatt) und der Bewegung, während das Entoderm vorwiegend die Organe der Erhaltung des Individuums liefert (nutritorisches Blatt). Da auch aus dem Mesoderm wichtige Organe sich sondern, dieses aber gerade in seiner Genese noch am dunkelsten ist, wird die Beziehung jener Organe auf eines der beiden primitiven Keimblätter ausstehen müssen.

Durch die Sonderung der aus den Keimblättern bestehenden Körperanlage und die Entstehung den Organismus complicirender neuer Organe wird das primitive Verhalten mehr oder minder verwischt und aufgelöst. Die aus jedem der Keimblätter als einem Primitivorgane sich differenzirenden Organe stellen secundäre Organe vor. Aus diesen können wieder neue, tertiäre etc. sich bilden. Wie diese Sonderungsvorgänge von der Spaltung einer Function beherrscht werden, und die Einzel-

functionen innerhalb einer Hauptfunction, von der sie ausgingen, verbleiben, so erscheinen auch die von einem Primitivorgane differenzirten Einzelorgane unter sich in Zusammenhang. Sie stellen dann Complexe von Organen vor, die man ihrer morphologischen und physiologischen Zusammengehörigkeit wegen als Organsysteme, Organapparate bezeichnet.

Nicht immer beharrt dieser Zusammenhang auch im ausgebildeten Zustande, und häufig findet eine vollkommene Trennung des ursprünglich Verbundenen statt. Diese trifft vorzüglich für solche Organe, die mehreren Verrichtungen dienen, wo dann mit der Selbständigkeit jener Function auch das Organ eine unabhängige Stellung gewinnt. Die Ontogenie weist aber auch hier die ursprünglichen Zustände nach.

Organsysteme.

a Integument.

§ 30.

Das Ectoderm bildet als äusserste Körperschichte den einfachsten Zustand des Integuments thierischer Organismen. Während bei den niedersten Organismen (Protisten) jegliches Integument entweder fehlt, da das den Körper darstellende Protoplasma in wechselnde Fortsätze (Pseudopodien) ausgezogen, jeden inneren Theil an die Oberfläche gelangen lassen kann, oder durch die äusserste Schichte des Protoplasma einer einzelnen Zelle repräsentirt wird, ist hier zum ersten Male eine zusammenhängende Zellschichte als gesondertes Hüllorgan und Bedeckung des übrigen Organismus unterscheidbar. Es äussert die Function eines Schutzorganes, indem seine Zellen eine in verschieden mächtiger Ausdehnung die Körperoberfläche überziehende Substanz absondern, welche erhärtend entweder Gehäuse- und Schalenbildungen hervorgehen lässt, oder einen continuirlichen Ueberzug des Körpers bildet, wie den Panzer der Arthropoden.

Mit der Entstehung eines Mesoderms nimmt der mit dem Ectoderm verbundene Abschnitt desselben gleichfalls vielfach an der Function eines Schutzorganes Theil. Diese äussert sich z. B. in dem Auftreten von festen kalkhaltigen Ablagerungen in dem complicirteren Integumente der Echinodermen.

Die, feste Schutzgebilde des Körpers schaffende Thätigkeit des Ectoderms zeigt sich noch bei den Wirbelthieren in der Production zahlreicher und mannichfaltiger als Hüll- und Schutzorgane fungirender Theile.

b) Skelet.

§ 31.

Die mannichfaltigen, vom Ectoderm gelieferten Schutzorgane fungiren in vielen Fällen auch als Stützorgane des Körpers, in dem Maasse, als sie entweder an Mächtigkeit oder an Festigkeit zunehmen und zugleich mit inneren Organen in Verbindung treten. Wir bezeichnen solche Organe als Skelet. Die Verbindung anorganischer Substanzen (vornehmlich Kalksalze) mit einer organischen Grundlage spielt hier eine wichtige Rolle. Die vom Integumente geleistete Stützfunction lässt zahlreiche Anpassungen hervorgehen. Die Vereinigung beider Functionen erscheint als niederer Zustand im Vergleiche mit der Bildung innerer Skelete, welche einer höheren functionellen Differenzirung entsprechen und ausschliesslich als Stützorgane fungiren. Wir begegnen auch hier den mannichfaltigsten Zuständen. Solide Einlagerungen in die Gewebe bilden die niedersten Befunde, die Anfänge solch innerer Skeletbildungen, deren einzelne Theile unter sich in gar keinem Zusammenhang stehen. Durch die Vermehrung jener Einlagerungen und ihre Verbindung gehen zusammenhängende Skeletformationen hervor, die auch als Abscheidungen sich darstellen können. Beispiele bieten sich schon bei den Cölenteraten. Mit der Verwendung eines bestimmten Gewebes, dessen Eigenschaften sich zur Stützfunction eignen, beginnt eine höhere Stufe der inneren Skelete. Die Differenzirung des Knorpels aus dem indifferenten Bindegewebe ist der Ausdruck jener Erscheinung. Bereits bei Medusen, bei Würmern und Mollusken ist der Anfang zur Verwendung jenes Knorpelgewebes zu Stützorganen gemacht, und bei den Vertebraten tritt es in höhere Bedeutung, bis es durch ein zweites vollkommeneres Stützgewebe, Knochengewebe, verdrängt wird.

c) Muskeln.

§ 32.

Die Bewegung des Körpers äussert sich in ihrem einfachsten Verhalten als eine durch die Contractilität des Protoplasma bedingte Formveränderung. Sind diese Formveränderungen ausgiebiger und erfolgen sie nach bestimmter Richtung, durch einseitige Verlängerung des Körpers, durch Aussenden von Fortsätzen, die sich festheften, und welchen allmählich die übrige halbflüssige Körpermasse nachfolgt (Rhizopoden), so resultirt aus ihnen die Ortsbewegung. Diese unterscheidet sich also nur graduell von der unbestimmteren Formveränderung. Das Protoplasma ruft durch seine Contractilität auch da noch Ortsbewegungen hervor, wo es sich bereits mit einer differenten aber noch weichen Integumentschichte überkleidet hat. Diese Schichte folgt dann den Bewegungen des von ihr umhüllten Leibes. Besondere Organe der Bewegung bestehen in diesen

bei den Protisten verbreiteten Fällen ebenso wenig als den Wimperhaaren diese Bedeutung in ausschliesslichem Sinne zugeschrieben werden kann, da diese auch den Protisten zukommenden Bildungen noch mancherlei andere Functionen für den Organismus vollziehen, z. B. durch die Betheiligung an der Nahrungsaufnahme.

Erst mit dem Erscheinen der als Muskelfasern unterschiedenen contractilen Formelemente treten specifische Organe der Bewegung auf, die im einfachsten Falle als eine unter dem Ectoderm gelagerte Muskelschichte sich darstellen.

Die Genese dieser ersten Muskulatur des Körpers (Hydroidpolypen) ergibt sich als eine Sonderung des Ectoderms. Von den Zellen des letzteren gehen platte Fortsätze ab und formiren eine continuirliche Schichte contractiler Fasern.

Eine jede an der Bildung dieser Faserschichte betheiligte Ectodermzelle repräsentirt dabei einen empfindenden Apparat, der mit einem contractilen in unmittelbarer Verbindung steht. Die Zelle hat somit bei differenzirter Muskulatur durch gegeneinander wirkende und eben dadurch in toto in ihrer Thätigkeit harmonirende Muskelgruppen vollzogen. (Vergl. oben S. 31.) In wieferne dieses einen tiefen Einblick in die Sonderung der Gewebe wie der Organe gestattende höchst wichtige Verhalten sich bei höheren Thieren vielleicht ontogenetisch wiederholt, ist noch unermittelt. Bei allen über den Cölenteraten stehenden Abtheilungen begegnen wir einer bereits vollzogenen Sonderung. Es kann daher als zweifelhaft gelten, ob dem Auftreten der Muskulatur überall ein solcher Vorgang zu Grunde liege. Etwas ähnliches dürfte jedoch als wahrscheinlich anzunehmen sein. Wenn die Differenzirung bei höheren Organismen jene Vorgänge nicht mehr erkennen lässt, so ist daraus noch nicht unbedingt eine ursprünglich andere Art der Entstehung zu folgern, da die Ontogenie die phylogenetischen Processe in ihrem vollen Umfange nur selten zu wiederholen pflegt.

§ 33.

Die erste Muskulatur des Körpers erscheint in enger Beziehung zum Integumente, von dem sie kaum getrennt werden kann. Da solches nicht blos für die Cölenteraten gilt, ergibt sich daraus eine Instanz für die Annahme einer im Wesentlichen gleichmässigen Genese. Mit dem Integumente zusammen bildet sie einen mit dem Auftreten einer Leibeshöhle die übrigen Organe umschliessenden »Hautmuskelschlauch«. Die Anordnung der Muskelfasern bietet eine gewisse Regelmässigkeit zumeist erst mit der Gliederung des Körpers in einzelne hintereinander gelegene Abschnitte (Metameren), und mit der Entwickelung von Stützorganen zeigt sich eine Differenzirung der Muskulatur in einzelne Gruppen. Summen von Fasern bilden Bündel und diese setzen wieder grössere Complexe, Muskeln, zusammen. Die Gliederung der Muskulatur entspricht dann der

Segmentirung des Körpers, und erscheint in ihren einzelnen Abschnitten um so mannichfaltiger, je verschiedener die Leistungen der einzelnen Metameren sind. Was beim Hautmuskelschlauch durch die in verschiedener Schichtung sich kreuzenden Fasern erzeugt wird, nämlich die Verschiedenartigkeit der Bewegung, das wird bei differenzirter Muskulatur durch gegeneinander wirkende und eben dadurch in toto in ihrer Thätigkeit zusammenstimmende Muskelgruppen vollzogen.

Durch den Hautmuskelschlauch und die aus ihm hervorgehenden Differenzirungen wird die Locomotion durch Bewegung des gesammten Körpers bewerkstelligt, und das gesammte Integument ist an jener Thätigkeit betheiligt. Von da aus findet eine fernere Differenzirung statt, indem an bestimmten Theilen des Körpers besondere Anhänge als Gliedmassen sich hervorbilden, die wie Hebelarme beim Ortswechsel thätig sind. Sie erscheinen bald als einfache weiche Fortsätze des Hautmuskelschlauches (Ringelwürmer), bald als gegliederte Gebilde, welche entweder vom Integumente her (Arthropoden), oder von Seiten innerer Skeletbildungen (Wirbelthiere) eine Stütze erhalten. Die Complicirung der Muskulatur steht mit der Entwickelung von Stützorganen in engem Connexe und beide bilden einen einzigen Bewegungsapparat, von dem das Skelet die passive Rolle übernimmt.

d) Nervensystem.

§ 34.

In den niedersten Zuständen der thierischen Organisation ist das Protoplasma der Zellen der Sitz der Empfindung wie der Bewegung, ähnlich wie dies bei den niederen Organismen der Fall ist. Mit der Differenzirung der Muskelschichte des Körpers ist das Ectoderm vorwiegend Empfindungsorgan geworden. Aus der Fortbildung einer Strecke dieser Schichte in dieser Richtung ergibt sich die Differenzirung eines Nervensystems, für dessen ersten Zustand somit eine oberflächliche Lagerung am Körper vorauszusetzen ist. Dieses Verhalten der ersten Anlage des Nervencentrums ist bis jetzt soweit verbreitet erkannt, dass es als allgemeine Erscheinung gelten darf. An die Differenzirung aus dem Ectoderm schliesst sich die Einsenkung in den Körper, so dass das sich ausbildende Centralorgan allmählich von anderen Körperschichten überlagert wird. Dieses an sich höchst eigenthümliche, an sich völlig unverständliche Verhalten wird als eine Vererbung aus einem primitiveren Zustande erklärbar, in welchem das noch wenig differente Nervensystem durch die Zellschichte des Ectoderms oder eines Abschnittes desselben vorgestellt ward. Die allmählich erfolgende Einbettung in das Innere des Körpers muss hiebei als ein mit der fortschreitenden Differenzirung und der damit erlangten höheren Potenzirung erworbener Vorgang gelten, durch den

das für den Organismus werthvollere Organ in dem Inneren des ersteren geborgen wird.

Bezüglich der Formverhältnisse des differenzirten Nervensystems ist einmal das Centralorgan, vorwiegend aus Ganglienzellen zusammengesetzt, von den zu den Endapparaten verlaufenden, aus faserigen Elementen bestehenden Nerven (peripherisches Nervensystem) zu unterscheiden.

§ 35.

Durch das Auftreten mehrerer unter einander verbundener centrale Formelemente enthaltender Theile (Ganglien) entstehen die ersten, nach sehr differenten Richtungen sich weiter entwickelnden Complicirungen. Die das Centralorgan darstellende Ganglienmasse ist in ihren primitiven Verhältnissen eine dorsale, sowie nach dem oben bemerkten auch die erste Sonderung der Centralorgane von dem dorsalen Ectoderm erfolgt. Diese dorsale Nervenmasse differenzirt sich meist in der Nähe des Einganges zum Darmcanale gelagert, in mehrere unter sich durch Verbindungsfasern (Commissuren) in Zusammenhang stehende Theile, die einen Schlundring bilden.

Bei den strahlig gebauten Thieren vermehrt sich die Zahl der Ganglien in einer den Radien entsprechenden Weise, und auch die peripherische Vertheilung der Nerven folgt genau den allgemeinen Verhältnissen des Baues. Mit der bilateral symmetrischen Körperform ordnet sich auch das Nervensystem nach dieser. Eine obere Ganglienmasse (Cerebralganglion) repräsentirt die primitivere Form. Das Hinzutreten einer anderen scheint erst mit der Metamerenbildung zu Stande zu kommen. Man unterscheidet dann dorsale Ganglien und ventrale, letztere als in verbundene Längsstämme eingelagerte Ganglienzellenmassen, die auch ein einziges unter dem Schlunde gelagertes Ganglion vorstellen können. Die verschiedengradige Ausbildung dieser Schlundganglien steht in engstem Zusammenhange mit den davon abgehenden Nerven. Mit der Ausbildung der Sinnesorgane zeigt sich auch das die bezüglichen Nerven entsendende Ganglion von beträchtlichem Umfang, sowie es mit der Verkümmerung derselben rückgebildet erscheint. Die oberen Schlundganglien sind also auch in dieser Beziehung die wichtigsten, denn von ihnen entspringen die Nerven der höheren Sinnesorgane, welche sämmtlich in Lage und Einrichtung eine allgemeine Verbreitung besitzen.

Aus dieser Form leitet sich unmittelbar eine andere ab, für welche die deutlich ausgesprochene Metamerenbildung des Körpers als das bedingende Moment erscheint. Während bei den ungegliederten, mit Schlundring versehenen Thieren die ventralen Körpertheile durch die von den unteren Schlundganglien entspringenden Nerven versorgt werden, tritt mit der Abtheilung des gesammten Körpers in hintereinander gele-

gene Theile (Metameren) eine Vermehrung der ventralen Ganglien ein. Durch die Bildung je eines Ganglienpaares für jedes Gliedstück entsteht eine ventral gelagerte Reihenfolge von Ganglien, die, unter sich durch Längscommissuren verbunden, eine Ganglienkette bilden. Ringelwürmer und Arthropoden sind Repräsentanten dieser Form. Innerhalb derselben entstehen durch weitere Differenzirung mannichfaltige Variationen. Erstlich wechselt das Volum der Ganglien nach der Verschiedenheit des Volums der mit Nerven zu versorgenden Körpertheile, und zweitens geht an ganzen Abschnitten der ventralen Ganglienkette eine Verschmelzung der Ganglien zu grösseren Massen vor sich.

Aehnliche Differenzirungen des centralen Nervensystems sind auch bei einer exclusiv dorsalen Lagerung desselben, wie bei den Vertebraten, gegeben. Mit der Ausbildung des vordersten Körperabschnittes zu einem Kopfe entfaltet sich der vorderste Theil des Nervencentralorgans zu einem besonderen Abschnitte, dem Gehirn, welches von dem übrigen mehr gleichmässigen Medullarrohre, dem Rückenmarke sich abgrenzt. In weiterer Differenzirung gehen am Gehirn wieder verschiedenartig ausgebildete Abschnitte hervor.

e, Sinnesorgane.

§ 36.

Die Sinnesorgane vermitteln dem Organismus Zustände der Aussenwelt. Als Sitz der Empfindung niederster Art erscheint das Protoplasma, welches in der indifferenten, die niedersten Organismen charakterisirenden Beschaffenheit, auf äussere Reize mannichfaltiger Art reagirt. Bei noch nicht vollzogener Abgrenzung der Körperoberfläche vom Innern des Organismus (Rhizopoden), wird jeder Protoplasmatheil zur Vermittelung der Wahrnehmungen, freilich niedersten Grades, verwendbar sein, und somit als Sinnesorgan niederster Ordnung fungiren. Bei bestimmter Abgrenzung der Körperoberfläche (Infusorien, Gregarinen), ist mit einer äussersten Körperschichte eine auch für sinnliche Wahrnehmungen wichtige Differenzirung aufgetreten.

Obgleich schon bei Infusorien einzelne Stellen der Körperoberfläche vorzugsweise als Sinnesorgane fungiren, so ist doch ebensowenig wie in den noch tiefer stehenden Zuständen ein Sinnesorgan in anatomischem Sinne vorhanden. Die Entstehung dieser ist an die Sonderung eines Nervensystems geknüpft, denn die Sinnesorgane sind Endapparate sensibler Nerven. Ihr Auftreten setzt daher jene Differenzirung voraus, deren oben beim Nervensystem gedacht ward.

Wie die primitive Sonderung des Nervensystemes aus dem Ectoderm durch ontogenetische Zeugnisse als ein höchst wahrscheinlich fundamentaler Vorgang sich darstellt, so ist auch für die Entstehung der Sinnesorgane dieselbe äussere Körperschichte von grösster Bedeutung. Fast alle

Sinnesorgane sind aus ihr mittelbar oder unmittelbar hervorgegangen, womit die bald bleibende, bald nur vorübergehend bestehende Verbindung dieser Organe mit dem Integumente in Zusammenhang steht.

Für viele Sinnesorgane niederer Thiere ist die Deutung der functionellen Qualität des Organs in hohem Grade unsicher. Dies gilt für alle Organe, welche ausser der Reihe jener stehen, die desshalb ins Bereich unserer Beurtheilung fallen, weil wir sie oder doch ihre Homologa selbst besitzen, wodurch allein der Zusammenhang ihres Baues mit ihrer specifischen Leistung prüfbar wird. Man hat solche Organe zusammenfassend als Organe eines sechsten Sinnes bezeichnet.

§ 37.

Die Sinnesorgane theilen sich in niedere und höhere. Die ersteren sind die allgemeiner über das Integument verbreiteten, in ihrem Baue einfacheren. Sie repräsentiren den höheren gegenüber einen indifferenteren Zustand. Modificirte Zellen des Integumentes, die, meistens der Epidermis angehörig, einerseits mit einer Nervenfaser in Verbindung stehen, andererseits mit einem verschiedenartig gestalteten, gegen die Körperoberfläche gerichteten Fortsatze versehen sind, bilden die verbreitetste hierher zählende Einrichtung. Man schreibt ihnen die Vermittelung allgemeiner Gefühlswahrnehmungen zu, doch ist gerade bei diesen Organen, besonders bei den im Wasser lebenden Thieren die physiologische Leistung in hohem Grade unbestimmt; jedoch für manche von ihnen bleibt die Annahme der Vermittelung specifischer Reize, wodurch sie sich den höheren Sinnesorganen anschliessen würden, begründbar.

Etwas bestimmter tritt die Bedeutung dieser Einrichtungen hervor, sobald sie sich mit besonderen Apparaten, beweglichen Fortsätzen des Integumentes u. dergl., in Verbindung zeigen, und dadurch als Tastwerkzeuge erscheinen. Ob solche Bildungen, besonders in den niederen Abtheilungen noch andere Wahrnehmungen als Tasteindrücke vermitteln, bleibt fraglich.

Einseitig ausgebildet, und demgemäss nur in Einer Richtung fungirend, auf Reize in ganz bestimmter Art reagirend, erscheinen die höheren Sinnesorgane, die als aus den niederen hervorgegangen zu betrachten sind, und auch vielfach das Wesentliche des Baues der niederen noch an sich tragen. Man unterscheidet Geschmacksorgane wie Riechorgane mit Sicherheit erst in den höheren Abtheilungen, und für die letztgenannten ist die Function eigentlich erst bei den in der Luft lebenden Wirbelthieren sicher gestellt, und bleibt zweifelhaft für die niederen Abtheilungen. Aber auch für die Geschmacksorgane dürfte bezüglich der Deutung die grösste Vorsicht zu empfehlen sein.

Der Werth eines Sinnesorganes für den Organismus erfordert einen Schutz derselben gegen äussere Einwirkungen. Daraus werden die Einsenkungen verständlich, welche die das Sinnesorgan differenzirende

Integumentstelle eingeht. So sehen wir höhere Sinnesorgane in ihrer Anlage allmählich unter das Niveau des Ectoderm treten, von dem aus sie entstanden, und so zu weiterer Ausbildung günstige Lage gewinnen.

§ 38.

Als Hörorgane fasst man mit einem Fluidum gefüllte Bläschen, Otocysten, auf, in deren Wandung ein Nerv zur Endigung kommt. In der einfachsten Form ist das Bläschen dem centralen Nervensystem unmittelbar verbunden, oder der Nerv tritt zum Bläschen heran. Fast regelmässig bergen diese Bläschen feste Concremente oder krystallinische Bildungen, sehr häufig auch Krystalle kohlensauren Kalks. Ebenso finden sich häufig haarförmige Verlängerungen der Endapparate, die ins Lumen des Bläschens einragen. Diese bei den wirbellosen Thieren vorherrschende Form des Hörorgans complicirt sich bei den Wirbelthieren durch Ausbuchtungen und Fortsatzbildungen zu einem Labyrinth. Durch schallleitende und schallverstärkende Apparate werden neue Einrichtungen erzeugt, welche anfänglich anderen Functionen vorstehend dem Hörorgane sich anschliessen.

Da das Labyrinthbläschen der Wirbelthiere aus dem Ectoderm hervorgeht, so stehen auch die in seinen Wandungen sich differenzirenden Endapparate des Hörnerven in genetischem Zusammenhange mit den im Integumente liegenden Endapparaten der Gefühlsnerven, und können demnach als specifische Ausbildung eines niederen Sinnesorganes angesehen werden. Für die einfacheren Otocysten der meisten Wirbellosen ist das genetische Verhalten noch unbekannt, doch führen alle genaueren Ermittelungen zu der Annahme, dass auch für sie eine Differenzirung aus dem Ectoderm bestehe.

Auch für die Sehorgane wird ein mehrfacher Modus der Entstehung gelten. Wir schliessen die früher häufig als Augen bezeichneten Pigmentflecke aus und nehmen erst da ein Auge an, wo eine bestimmt geformte Nervenendigung unter oder an der Körperfläche als lichtpercipirender Apparat erkannt werden kann. Durch die lichtabsorbirende Eigenschaft des Pigmentes mögen unbestimmte Vorstellungen von Hell und Dunkel erzeugt werden, oder es erfolgen Erregungen, die von dem, was wir »Sehen« nennen, unendlich weit abliegend, wohl nur durch die Wärmestrahlen des Lichtes erzeugt sind.

Wenn die genannte Verwendung von Pigment eine mehr problematische ist, so stellt sie sich in bestimmten Beziehungen dar, wo sie eine stäbchenförmige Nervenendigung nur zum Theil umhüllt, so dass das äusserste Ende desselben frei bleibt, und damit allein der Lichtwirkung ausgesetzt ist. Durch Vereinigung einiger oder auch vieler als »Sehstäbchen« bezeichneter Nervenendigungen entstehen in verschiedenem Grade zusammengesetzte Sehorgane, deren die Lichtperception vermittelnde Elemente (Stäbchen) eine entweder convexe oder concave Schichte formiren

Eine andere Complication entsteht durch das Hinzutreten lichtbrechender Organe (Linsen), die wieder ausserordentlich mannichfaltige Verhältnisse darbieten, immer aber, mittelbar oder unmittelbar, aus dem Integument hervorgehen. Bei den Augen mit convexer Oberfläche der Stäbchenschichte sind sie in der Regel in einer der Zahl der percipirenden Endgebilde entsprechenden Summe vorhanden, während den Augen mit concaver Stäbchenschichte eine einfache Linse zukommt. Indess zu dem Nervenapparate des Sehorgans noch andere, dessen Leistungsfähigkeit modificirende oder erhöhende Einrichtungen hinzutreten, wird aus dem Auge eines der complicirtesten Organe des Organismus. Bei den meisten niederen Abtheilungen bleibt das Sehorgan in seiner primitiven Beziehung zum Ectoderm auch im ausgebildeten Zustande erkennbar. In höheren Abtheilungen sondert es sich von ihm und kommt mit seinem percipirenden Apparate unter das Integument zu liegen oder es nimmt der percipirende Apparat seine Entstehung aus der Anlage des Nervencentrum.

Auch bezüglich der Lagerung des Sehorgans am Körper gibt sich die Erscheinung der Differenzirung zu erkennen, indem in den niederen Abtheilungen die augentragenden Körpertheile sehr wechselnd sind, und auch die Zahl der Augen bedeutend schwankt. Daran schliesst sich das Vorkommen einer grösseren Zahl von Sehorganen an dem zum »Kopfe« sich ausbildenden vordersten Körpertheile, bis endlich an demselben Theile die Augenzahl auf zwei beschränkt ist. Die verschiedene Lagerung des Sehorganes schliesst die Annahme einer gemeinsamen Ererbung aus und spricht für die selbständige Differenzirung der heterotopischen Organe aus einem indifferenten Apparate. Dagegen ist für die mit dem Cerebralganglion oder dem dorsalen Nervencentrum in Zusammenhang stehenden Augen eine gemeinsame genetische Beziehung nicht abzuweisen.

f) Respiratorische Organe des Integumentes.

(Haut-Kiemen.)

§ 39.

Dem Integumente, und damit dem Ectoderm kommt eine wichtige Rolle für die Bildung der **Organe der Athmung** zu. Vor der Entstehung derselben wird der Gasaustausch wahrscheinlich durch die gesammte Oberfläche des Körpers vollzogen und bei vielen niederen im Wasser lebenden Thieren findet diese Athmungsweise statt. Theils durch die Ortsbewegung des Körpers, theils durch besondere Organe, z. B. die Wimperhaare, wird ein Wechsel des umgebenden Mediums bewerkstelligt, und immer neue Mengen desselben mit der athmenden Oberfläche des Körpers in Contact gebracht. Ist dies auch nicht die einzige Art der Athmung niederer Thiere, da auch die Einfuhr von Wasser ins Innere des Leibes, sowie die Bespülung des Darmcanals mit Wasser gewiss nicht ohne Bedeutung ist, so ist sie doch als Ausgang einer grossen Reihe von

Differenzirungen von hoher Wichtigkeit. Mit einer Localisirung der Function auf beschränktere Strecken der Körperoberfläche gewinnen diese in der genannten Richtung eine besondere Ausbildung und gestalten sich in Compensation der Beschränkung der Localität zu blutführenden Fortsätzen, welche man als Kiemen bezeichnet. In vielen Fällen entstehen diese aus einer Differenzirung der Gliedmassen (Würmer, Crustaceen). Die fortgesetzte Ausbildung der Kiemen erscheint in einer Oberflächenvergrösserung, die auf die mannichfaltigste Art erreicht wird. Sehr häufig findet sich diese mit einer Reduction der Zahl der Kiemenbildungen im Zusammenhang.

Die Bedeutung dieser Organe für den Körper ruft mancherlei Schutzvorrichtungen der im niedersten Zustande frei auf der Oberfläche des Körpers vorragenden Kiemen hervor. Indem benachbarte Integumenttheile sich zu deckenden Lamellen erheben, werden die Kiemen in Höhlungen geborgen (Kiemenhöhlen), für welche dasselbe Integument wieder Zu- und Abflusscanäle des der Athmung dienenden Wassers herstellt (Mollusken, höhere Krustenthiere). So beeinflusst die Ausbildung dieser Athmungsorgane auch andere Theile des Integumentes, deren directe Beziehung zur Athmung längst verloren gegangen ist.

g) Excretionsorgane.

§ 40.

Wie in den Athmungsorganen die gasförmigen Auswurfsstoffe aus dem Organismus abgeschieden werden, so bestehen auch Einrichtungen zur Abscheidung der festen oder tropfbar flüssigen Stoffe, die für den Organismus unbrauchbar geworden sind. Das Ectoderm leistet auch diese Function bei niederen Organismen wohl in allgemeiner Verbreitung, in höheren Lebensformen dagegen gehen aus ihm Differenzirungen hervor, die als besondere Organe, Hautdrüsen, in jener Richtung fungiren. Von diesen im Allgemeinen als Secretionsorgane fungirenden Einrichtungen gehören nur jene speciell hierher, welche die Ausscheidung der Auswurfsstoffe besorgen, und die man als Excretionsorgane von denjenigen Drüsen unterscheidet, welche für den Organismus verwendbare Stoffe absondern, und entweder selbständig oder mit bestimmten Organsystemen vereinigt sind, und dann als Differenzirungen der letzteren sich darstellen.

Von den unter Betheiligung des Ectoderms gebildeten Absonderungsorganen wird die Excretnatur des Absonderungsproductes am wenigsten bezweifelt werden dürfen, da letzteres mit der Entleerung der Drüse auf directem Wege aus dem Organismus entfernt wird.

Unter mannichfaltigen, auf die Oberfläche des Körpers ausmündenden Drüsenorganen erlangt eine Kategorie eine allgemeinere Bedeutung. Sie umfasst die nierenartigen Excretionsorgane, welche die

stickstoffhaltigen Auswurfsstoffe aus dem Körper abscheiden. Wenn diese Organe schon bei Würmern in ihrer scheinbar einfachsten Form weit im Leibe des Thieres sich verbreiten, so erscheint ihre Genese doch nur von Hautdrüsen ableitbar. Dies wird auch dadurch nicht geändert, dass in vielen Fällen (Anneliden, Mollusken) das auch sonst sehr modificirte Organ in die Leibeshöhle einmündet, und so zwischen der letzteren und dem umgebenden Medium einen Verbindungsweg herstellt, der in manchen Abtheilungen (Mollusken) sogar zur Einfuhr von Wasser benutzt wird. Bei anderen (Annulaten) sind diese Organe in röhrenartiger Gestalt der Geschlechtsfunction dienstbar und dienen zur Ausleitung der Producte derselben. Aus der Wiederkehr dieser Function für einen Theil des primitiven excretorischen Apparates (Urniere) der Wirbelthiere könnte auf eine Vererbung aus einem niederen Zustande geschlossen werden. Wo diese Anschlüsse bestehen, bleibt noch ungewiss. Jedenfalls kann nur da eine Anknüpfung gesucht werden, wo der Apparat wie bei den Vertebraten jederseits einheitlich ist.

b) Darm.

§ 41.

Die Aufnahme der Nahrungsstoffe in den Körper wird bei einem Theile der niedersten Organismen durch endosmotische Vorgänge vermittelt, bei denen der Körperoberfläche die Hauptrolle zukommt. Bei anderen findet die Aufnahme fester Nahrung statt, indem das weiche, Pseudopodien entsendende Protoplasma in die Nähe des Körpers gelangende Nahrungsstoffe umschliesst (Rhizopoden). Die Bildung einer bestimmten, zur Nahrungsaufnahme dienenden Stelle der Körperoberfläche ist zwar ein Schritt zur organologischen Sonderung (Infusorien), aber bei alledem besteht noch kein Darm, der erst mit der Differenzirung des Körpers in Zellenschichten als gesondertes Organ erscheint. Jene Zellenschichten, eine innere und eine äussere, geben an einer die Eingangsöffnung umgrenzenden Stelle in einander über.

Die innere den nach aussen geöffneten Hohlraum umgrenzende Lage, das Entoderm, bildet dann die Wandung einer verdauenden Cavität. In der einfachsten, durch die Gastrula repräsentirten Form ist das Entoderm die einzige Wandung der primitiven Darmhöhle. Die Entstehung eines Mesoderms lässt zu dem Entoderm noch andere Schichten von aussen hinzutreten, von denen eine Muskelschichte die wichtigste wird, denn durch sie wird der Darm zu selbständigeren Actionen befähigt. Die in den Darmschlauch führende Oeffnung dient — als Mund — zur Aufnahme der Nahrungsstoffe sowie sie auch unverdauten Resten der Nahrung zur Auswurfsöffnung wird. (Cölenteraten, viele Würmer.) Das Auftreten einer Afteröffnung ruft eine fernere Trennung der Functionen hervor, und verwandelt den blind geendigten Darm in ein an zwei Enden offenes Rohr, dessen einzelne Abschnitte verschiedene Verrichtungen übernehmen, und

damit differente Anpassungen eingehen. Die erste mit dem Munde zusammenhängende Strecke bildet eine zur Einleitung der Nahrung dienende Speiseröhre, denn erst der folgende meist erweiterte oder mit Blindsäcken ausgestattete Abschnitt ist die eigentlich verdauende Cavität, der meist als Magen bezeichnet wird, eine Benennung, die nicht immer die gleichwerthigen Abschnitte trifft. Der Endtheil des ganzen Apparates besorgt weitere Veränderung der Nahrungsstoffe sowie die Ausleitung der Speisereste durch den After. Mit dieser Differenzirung des Darmrohres in einzelne ungleichwerthige Abschnitte ist die bedeutendste Complication gegeben, welcher fernere Differenzirungen untergeordnet sind. Drei Strecken sind von da an als Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm unterscheidbar.

Ausser wechselnden und mannichfaltigen Grösseverhältnissen der einzelnen Abschnitte entstehen am Darmrohr noch verschiedene Vorrichtungen, die entweder auf besondere neue Leistungen berechnet sind, oder nur eine fernere Arbeitstheilung ausdrücken. Organe zum Ergreifen oder zum Zerkleinern der aufgenommenen Nahrung — Kauwerkzeuge — verbinden sich mit dem Munde, oder zeichnen einen Abschnitt der Speiseröhre aus. Auch im Magen sind solche Kauorgane zuweilen angebracht. Wo sie meist dicht hinter der Mundöffnung im Anfange der Speiseröhre sich finden, wird dieser Abschnitt, häufig durch stärkere Muskulatur ausgezeichnet, als Schlundkopf oder Pharynx unterschieden.

Die Vergrösserung des Binnenraumes des Darmcanals bewirken Erweiterungen oder blindsackförmige Ausbuchtungen. Im Verlaufe der Speiseröhre entstehen Kropfbildungen, am Magen Blindsäcke, am übrigen Darme Blinddärme (Coeca) in mannichfaltiger Complication in der Zahl und Anordnung. Uebertrifft die Länge des Darmcanals jene des Körpers, so ordnet er sich in Form von auf- und absteigenden Schlingen oder von Spiraltouren, und passt sich so dem Umfange der ihn bergenden Leibeshöhle an. Für alle diese Verhältnisse ist die aufgenommene Nahrung sowohl hinsichtlich ihrer Quantität als Qualität von grösstem Einflusse und nirgends ist die Anpassung des Organs an die Function, die aus der Lebensweise des Thieres erfliesst, deutlicher erkennbar als gerade in den Einrichtungen des Darmcanals.

Zur Bethätigung des Verdauungsprocesses im Allgemeinen stehen mit dem Darmcanale Absonderungsorgane in Verbindung, deren Producte auf die Nahrungsstoffe lösend, chemisch verändernd, einwirken. Solche Drüsen sind bald über den ganzen Darmcanal verbreitet, bald zeichnen sie nur bestimmte Abschnitte aus. In der einfachsten Form sind sie von der Darmwand noch nicht differenzirt und dann keine selbständig abgegrenzten Theile. Die von der Darmwand gesonderten werden vornehmlich in zwei Abtheilungen unterschieden. Eine davon stellt die in die Mundhöhle oder in die Nähe derselben ausmündenden Drüsen vor, die man als Speicheldrüsen bezeichnet. Eine andere Gruppe findet sich an dem der Verdauung dienenden Abschnitte, und wird als gallebereiten-

der Apparat, Leber, angesehen. Es ist wohl zu beachten, dass die Bezeichnungen solcher Organe mit Namen, welche von den physiologisch genauer gekannten Organen höherer Organismen hergenommen sind, nur als hypothetische gelten können, da von einer physiologischen Erkenntniss der meisten Organe niederer Thiere noch keine Rede ist. Das gilt vorzüglich von den meist gefärbt erscheinenden Epithelien des Darmes, die man häufig als »Leber« zu bezeichnen pflegt. Mit der verdauenden Cavität ist dieses Organ in Form eines Epithels bei den Cölenteraten, manchen Würmern und auch bei den Insecten verbunden, bis es sich auf bestimmte blindsackartige Anhänge des Darmcanals beschränkt, und somit den ersten Grad von Selbständigkeit aufweist. Die Leber erscheint dann entweder in Form zahlreicher den Darmcanal in grösserer Ausdehnung besetzender Follikel, oder sie bildet grössere Drüsencomplexe, welche, bald zerstreut, bald vereinigt in den Darmcanal einmünden. Die Differenzirung der Leber läuft also auf eine allmähliche Ablösung des Organes vom Darme hinaus, so dass es am Ende dieser Reihe nur durch seine Ausführgänge mit dem Darmcanal verbunden ist (höhere Mollusken, Wirbelthiere).

Respiratorische Organe des Darmes.

§ 42.

Die sämmtlichen vorhin aufgeführten Differenzirungen des aus dem Entoderm gebildeten primitiven Darmes betrafen nach dem Principe der Arbeitstheilung entstandene, auf die Aufnahme und Verdauung der Nahrungsstoffe bezügliche Organe, welche dem Darme keine wesentlich neue Verrichtung zutheilen. Eine solche erscheint mit der respiratorischen Bedeutung des Darmes. Ob diese bereits in der primitiven Darmform bestehe, ist nicht festzustellen, doch bleibt es wahrscheinlich, da das Entoderm ebenso vom umgebenden Medium bespült wird, wie die äussere Schichte des Körpers, und mit der Nahrung aufgenommenes Wasser auch da zu respiratorischer Function dienen kann. Bestimmter wird dieses Verhältniss durch die Wahrnehmung eines regelmässigen Einströmens von Wasser in den Enddarm wie bei manchen Würmern und Mollusken. Diese Erscheinung weist schon deutlicher auf die respiratorische Function des Darmes, hat aber direct nichts mit der Entstehung von Athmungsorganen zu thun, die aus dem Darmrohr sich sondern.

Die Bildung solcher Respirationsorgane erfolgt am vordersten Abschnitte des Darmes, dessen Wände von seitlichen Oeffnungen durchbrochen durch ihre Beziehungen zum Gefässsystem respiratorische Bedeutung empfangen. Diese schon in niederen Abtheilungen auftretende Einrichtung wiederholt sich bei den Wirbelthieren. An den Wandungen der Spalten dieses Raumes, in denen das respiratorische Gefässnetz verbreitet ist, entstehen Fortsätze, Kiemen. Ein Theil des ursprünglichen Darmrohrs wird dadurch zu einem besonderen Abschnitte, einer Kiemenhöhle,

umgewandelt, an deren hinterem Ende das ausschliesslich der Ernährung dienende Darmrohr beginnt.

Eine andere Form von Athmungsorganen sondert sich aus der Darmwand in Gestalt divertikelartiger Ausbuchtungen an einem vorderen Abschnitte des Darmes. Dieser Anhang des Darmes wird mit Luft gefüllt, und hat bei den Fischen als Schwimmblase wohl nur eine hydrostatische Bedeutung. Mit einer Veränderung der Kreislaufsverhältnisse allmählich zu einem Athmungsorgane umgewandelt gehen daraus die Lungen hervor, an deren Einführwegen in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere wiederum neue Organe, jene der Stimmerzeugung, sich ausbilden.

i) Gefässsystem.

§ 43.

Die durch die Verdauung bereiteten, zur Ernährung des Körpers dienenden Stoffe werden bei den feste Nahrung aufnehmenden niedersten Organismen von den verdauenden Hohlräumen aus einfach im Protoplasma des Körpers vertheilt. Mit der Bildung eines discreten Darmschlauches findet dieser Vorgang durch die Wandung des letzteren direct in das Parenchym des Körpers statt, so dass vom Entoderm aus das Mesoderm und Ectoderm sammt den von ihnen differenzirten Organen ernährt werden. Diese Verhältnisse sind nur für Cölenteraten und einige Abtheilungen der Würmer charakteristisch. Bei vielen anderen geht im Mesoderm eine Sonderung vor sich, die entweder durch das Auftreten canalartiger Hohlräume, oder durch eine gänzliche Spaltung des Mesoderms in eine äussere dem Ectoderm und eine innere dem Entoderm sich anschliessende Platte sich ausspricht. Zwischen der dermalen und der gastralen Schichte des Mesoderms findet sich die Leibeshöhle oder perienterische Höhle (Cölom), in der ein Fluidum, als ernährende Flüssigkeit anzusehen, sich ansammelt. Finden sich Formelemente in derselben, so sind dieselben von Zellen des Mesoderms ableitbar. Diese Flüssigkeit dient noch nicht ausschliesslich der Ernährung, sie wirkt ebenso bei der Locomotion, indem sie nach dem Willen des Thieres einzelne Theile des Körpers zu schwellen vermag. Dabei kommt auch dem in den meisten dieser Fälle von aussen her in die Leibeshöhle aufgenommenen Wasser eine wichtige Rolle zu.

Die Bewegung des Fluidums im allgemeinen Leibeshohlraume wird anfänglich durch die Bewegungen des Körpers vermittelt. Contractionen und Expansionen der Körperwand unterwerfen die vom Hautmuskelschlauch umschlossene Flüssigkeit einem beständigen Ortswechsel, der als die niederste Form eines Blutumlaufs betrachtet werden kann. Niedere Würmer bieten hiefür Repräsentanten. Die Bahn hat hier weder selbständige Wandungen, noch besitzt sie besondere den Umlauf regulirende Vorrichtungen.

In manchen Abtheilungen bleibt es bei der Bildung dieser Leibeshöhle (Bryozoën); bei anderen entstehen canalartige Höhlungen, die in regelmässiger Anordnung als Gefässe erscheinen, und fernere Complicirungen eingehen können. Ihr Inhalt stellt die Blutflüssigkeit vor (Nemertinen). Tritt hiezu noch die Bildung einer perienterischen Höhle, so ist das theilweise in sie eingelagerte Gefässsystem entweder vollständig von letzterer abgeschlossen (viele Anneliden), oder es steht mit ihr an einzelnen oder vielen Stellen im offenen Zusammenhang (Mollusken, Arthropoden, Wirbelthiere). Letzteres Verhalten wird voraussetzen, dass die Gefässräume als Abschnitte der Leibeshöhle entstanden, während im ersteren Falle die Entstehung der Leibeshöhle erst nach der Gefässbildung erfolgt ist. Die Bildung der Leibeshöhle ist daher hier als ein secundärer Vorgang zu betrachten, und die Hohlraumbildung im Mesoderm ist in zweifacher Weise erfolgt, das erste Mal zur Entstehung der Blutgefässe, das zweite Mal zu jener der Leibeshöhle hinführend.

§ 44.

Einzelne Abschnitte des die Blutbahn vorstellenden Hohlraumsystems bilden sich durch Entwickelung von Muskulatur in ihren Wänden zu contractilen Gefässen aus. Indem diese durch rhythmische Thätigkeit das regelmässige Zu- und Abströmen des Blutes bewerkstelligen, entsteht der erste circulatorische Apparat. Die Richtung des Blutstroms ist damit noch keine constante, und derselbe kann bald nach der einen, bald nach der andern Seite getrieben werden. Die durch besondere Contractilität ausgezeichneten Abschnitte des Gefässsystems sind bald in ausgedehnterem Maasse vorhanden, bald auf kürzere Stellen beschränkt. Sie erscheinen als die Anfänge einer Herzbildung.

Das Herz ist somit ein aus der Blutgefässbahn differenzirtes Organ, welches in der einfachsten Form einen Abschnitt der Gefässe vorstellt, der nach beiden Richtungen seinen Inhalt fortbewegen kann. Erst mit dem Auftreten von Klappen an den Ostien des Herzschlauchs bildet sich eine Beständigkeit in der Richtung aus, und dabei complicirt sich auch der Bau des Herzens, der durch Theilung des Binnenraums in einzelne Abschnitte (Kammern und Vorkammern) sich weiter vermannichfacht. Solche contractile Bildungen erscheinen häufig als die einzigen differenzirten Theile des vom Leibeshohlraume vorgestellten Blutgefässsystemes. Das Blut gelangt aus dem Herzen entweder sofort in lacunenartige, zwischen den verschiedenen Organen befindliche Abschnitte der Leibeshöhle, und von diesen wieder zum Herzen (Arthropoden), oder es sind vom Herzen ausgehende bestimmte Gefässe vorhanden, welche bald an Stelle der Hohlräume den Körper durchziehen, bald nur theilweise die lacunäre Bahn vertreten, indem sie nicht bis zum Herzen zurück in Gefässe sich fortsetzen, sondern unmittelbar in Lacunenbildungen übergehen. Der letztere Fall zeigt den Leibeshohlraum noch als einen Abschnitt der Blut-

bahn, die nur theilweise durch wahre Gefässe vorgestellt wird (Mollusken). Bei vollkommener Ausbildung der Gefässbahn in Verbindung mit einer Differenzirung des Herzens gliedert sich das Gefässsystem in drei Abschnitte. Der vom Herzen ausführende, das Blut im Körper vertheilende Abschnitt wird als der arterielle bezeichnet, die Gefässe heissen Arterien. Der das Blut zum Circulationscentrum zurückleitende Weg wird durch die Venen vorgestellt, und den zwischen den zu- und ableitenden Gefässen liegenden Bahnabschnitt bildet ein Maschenwerk feinster Canälchen (Capillaren). Sehr häufig wird dieser intermediäre Abschnitt durch ein Lacunensystem ersetzt, wobei dann auch die venösen Bahnen zum grossen Theil der besonderen Wandungen entbehren.

Was als Gefässbahn, was als Lacune aufzufassen sei, ist sehr häufig schwer zu entscheiden, und nicht selten bewegt sich die Deutung um wenig belangreiche Verhältnisse. Setzt man das Wesentliche eines Gefässes in die Auskleidung eines Raumes mit platten aus modificirten Bindesubstanzzellen entstandenen Elementen, so ist damit noch keineswegs eine sichere Grenze gezogen, denn jene Elemente können ebensogut als Ueberzüge der den fraglichen Raum umwandenden anderen Organe gelten, und es ist bedenklich, weite, von jenen Zellen ausgekleidete Binnenräume deshalb als »Gefässe« zu bezeichnen. So wäre also von diesem Kriterium als ausschliesslichen abzusehen, und es dürfte vielmehr nur in Concurrenz mit der Beachtung der grösseren oder geringeren Gleichmässigkeit des Lumens Gewicht haben. Bei der Prüfung dieser Fragen muss aber das Eine im Auge behalten werden: dass man es in allen jenen Fällen mit Räumen zu thun hat, die von Bindesubstanzen umwandet sind, und dass Gefässe Differenzirungen jener Räume sind, die also einen indifferenten Zustand voraussetzen. Beide Zustände, der differenzirte und der indifferente, sind durch Uebergänge verknüpft.

k) Fortpflanzungsorgane.

§ 45.

Die Erscheinung der Vermehrung des Individuums steht ursprünglich mit der Ernährung in engem Zusammenhange. Indem durch die letztere das Wachsthum des Körpers und damit eine Volumvergrösserung bedingt wird, geht daraus ein Zustand hervor, in welchem der Organismus das ihm in Ueberschuss zugeführte Ernährungsmaterial zum Hervorbringen eines neuen Individuums verwendet. (Vergl. S. 17.) Wie bei den Elementarorganismen dieser selbe Process mit einer Sprossenbildung beginnt und mit einer Theilung des Körpers abschliesst, so bilden jene Vorgänge auch für die niederen Formen der Fortpflanzung verbreitete Erscheinungen. Je nach der Quantität des von einem bestehenden Organismus zur Bildung eines neuen verwendeten Materiales entstehen wieder mehr oder minder verschiedene Vermehrungsweisen.

Diese in den unteren Abtheilungen des Wirbellosen sehr verbreitet vorkommenden Vermehrungserscheinungen der Sprossung, Knospung und Keimbildung besitzen theilweise Beziehungen zur geschlechtlichen Differenzirung, die bereits bei den Protisten auftritt. Sie leitet sich von einem Zustande ab, in welchem zwei gleichartige Keimzellen zu einem neuen Organismus verschmelzen (Conjugation). Aus einem fernerhin ungleichen Verhalten der beiden sich verbindenden Keimzellen entspringt die Sonderung beider in Eizelle und Samenzelle, welche durch das ganze Thierreich mit zahlreichen, besonders die Samenzelle betreffenden Modificationen die Formelemente der geschlechtlichen Zeugungsstoffe vorstellen. Während die Eizelle in ihren wesentlichsten Verhältnissen fortbesteht, in allen Abtheilungen als solche erkannt werden kann, erleidet die Samenzelle sehr frühzeitig bedeutende Umwandlungen. Ein ihr wie auch anderen Zellen zukommender geisselförmiger Fortsatz erfährt bedeutende Ausbildung, indess der Zellenkörper sammt seinem Kern reduzirt wird, und meist ein unansehnliches Gebilde vorstellt. So gehen aus den Samenzellen fadenförmige Gebilde — Samenfäden — Spermatozoën — hervor. Die geschlechtliche Fortpflanzung steht also nur in einem scheinbaren Gegensatz zur ungeschlechtlichen.

§ 46.

Wie sich diese Bildungsstätten der Zeugungsstoffe zu den ersten Anlagen des Körpers verhalten ist noch nicht überall festgestellt, aber es ist uns durch die bei gewissen Cölenteraten und Mollusken beobachteten Thatsachen die Aussicht auf ein primitives sehr differentes Verhalten eröffnet, denn hier werden die Eier vom Entoderm, das Sperma vom Ectoderm hervorgebracht. Das Entoderm ist dadurch weibliches Keimblatt, das Ectoderm repräsentirt das männliche. Inwiefern auch für höhere Thiere diese Verhältnisse sich nachweisen lassen, ist der Zukunft vorbehalten. Bis jetzt sind es nur unsichere Andeutungen, welche für eine mit jenen Befunden im Allgemeinen bestehende Uebereinstimmung sprechen.

Die durch Erzeugung der Geschlechtsproducte ausgezeichneten Körperstellen nehmen allmählich die Form von Drüsen an. Das ist ein weiterer an die Localisirung der Function geknüpfter Schritt der Differenzirung.

Im einfachsten Falle bilden sich die beiden Zeugungsstoffe an besonderen, aber noch nicht durch eigene Vorrichtungen ausgezeichneten Körperstellen, die dann als Geschlechtsorgane fungiren (Keimdrüsen). Die samenerzeugenden Organe nennt man Hoden, die eierzeugenden Eierstöcke, Ovarien. Einen Schritt weiter gehend, treffen wir die Keimdrüsen noch mehr differenzirt; während im einfachsten Zustande die Producte jener Organe entweder in den Darm oder in die Leibeshöhle des Thieres, oder auch unmittelbar nach aussen gelangen, wobei sie sich blos von ihrer Bildungsstätte abzulösen hatten, so treten allmählich, oft in sehr complicirter Weise gestaltete Ausführwege hinzu, welche vielleicht

grossentheils den Keimdrüsen ursprünglich fremd sind. Wo Beziehungen dieser Ausführwege zu anderen Organen nachweisbar sind, ergeben sich diese als Excretionsorgane (S. 48), die in den Dienst der Genitalapparate getreten, und dem entsprechend umgewandelt sind. Die Frage, ob nicht noch viel allgemeiner die Ausführwege des Keimstoffs von umgebildeten Excretionsorganen vorgestellt werden, gestaltet sich so zu einem Problem. Für die samenerzeugenden Organe bilden sich an den Ausführgängen (Samenleiter) Behälter, welche zur Ansammlung des Sperma dienen; aus der Wand dieser Canäle differenziren sich Drüsen, welche eine dem Sperma sich beimischende Flüssigkeit absondern, endlich entstehen Vorrichtungen, welche das Sperma in die anderseitigen Apparate übertragen, Organe der Begattung. Nicht minder verschieden stellen sich die Differenzirungen des eibildenden Organes vor, der Ausführgang des Eierstockes (Eileiter, Oviduct) ist mit Erweiterungen ausgestattet, in welchem die Eier bald besondere Umhüllungen erhalten, bald sich weiter entwickeln. Man bezeichnet diese Abschnitte der Ausführwege als Uterus, Fruchthälter. Besondere Drüsen entstehen als »Dotterstöcke« aus den Keimdrüsen und liefern bald eine vom Ei verwendete Substanz, bald blosses Hüllmaterial. Anhangsgebilde nehmen den bei der Begattung übertragenen Samen auf, stellen Receptacula seminis vor, und endlich dienen wieder andere Theile zur Aufnahme des Begattungsorganes, oder zur Absetzung oder Aufbewahrung der Eier.

Das Verhalten der eier- und samenbereitenden Organe zu einander zeigt sich sehr verschiedenartig, und muss gleichfalls vom Standpunkte der Differenzirung aus beurtheilt werden. In den unteren Abtheilungen sind beiderlei Organe mit einander vereinigt, zuweilen sogar derartig, dass zur Production von Samen und Eiern eine und dieselbe Drüse (Zwitterdrüse) thätig ist. Auch die Ausführwege sind vielfach ganz oder theilweise gemeinsam. Bei anderen Zuständen ist die Keimstätte nach beiderlei Producten getrennt, Hoden und Eierstöcke existiren als discrete Organe, bei denen nur die ausführenden Apparate auf verschieden langen Strecken vereinigt sind, oder jeder von ihnen besitzt seine besondere Ausmündung. Alle, beiderlei Zeugungsorgane in sich vereinigenden Thiere, bezeichnet man als Zwitter, Hermaphroditen. — Eine Trennung erscheint nicht selten in der zeitweise wechselnden Thätigkeit der Organe vorbereitet, indem bald nur die einen, eierbildenden, bald die andern, samenerzeugenden, in Function sind.

Der hermaphroditische Zustand stellt den niederen vor, von dem aus die geschlechtliche Trennung sich ableitet. Diese Aenderung erfolgt durch Verkümmerung des einen oder des anderen Apparates, so dass die Zwitterbildung für die Trennung der Geschlechter die Unterlage abgibt. Diese Differenzirung durch Rückbildung je eines Geschlechtsapparates kommt in sehr verschiedenen Ausbildungszuständen des Organismus vor, ebenso bei sehr hochgradig ausgebildeten Geschlechtsorganen. An solchen zeigt die Ontogenie noch eine primitive Vereinigung von beiderlei Organen

und lässt so das Individuum auf einem gewissen Entwickelungsstadium hermaphroditisch erscheinen.

Die geschlechtliche Trennung beeinflusst mit ihrem Vollzuge den gesammten Organismus, indem sie für jedes Geschlecht eine Reihe von Umänderungen hervorruft, die selbst bei ursprünglich der Geschlechtsfunction ferne stehenden Organen sich kund geben. Mit Vertheilung von beiderlei Organen auf verschiedene Individuen vollendet sich die geschlechtliche Differenzirung. Behufs der Fortpflanzung sind nun nicht nur zwei differente Zeugungsstoffe, Samen und Eier, nicht blos zwei verschiedene, jene bildenden Apparate erforderlich, sondern es sind zwei Individuen nothwendig, die man als männliche und weibliche unterscheidet.

Veränderungen der Organe.

Ausbildung und Rückbildung.

§ 47.

Der mit der fortschreitenden Differenzirung der einzelnen Organe an diesen sich äussernde Zustand erscheint als eine Complication derselben, durch welche in gleichem Grade das Organ vom primitiven Zustande sich entfernt. Indem der letztere den niederen Zustand vorstellt, leitet die Differenzirung eine einem höheren Zustande entsprechende Vervollkommnung ein. Diese erhellt aus dem der Differenzirung zu Grunde liegenden, schon oben (S. 14) erörterten Principe der Arbeitstheilung, demzufolge eine Leistung um so vollkommener geäussert werden kann, je exclusiver das Organ sich dazu verhält. Je mehr ein Organ in einer einzigen Richtung thätig ist, desto günstiger sind für dasselbe die Bedingungen der Ausbildung in dieser Richtung, weil von anderseitigen Anforderungen keine Concurrenz besteht. Eine Gliedmasse die zugleich Kieme ist, also locomotorische und respiratorische Function in sich vereinigt, wird einen niederern Zustand vorstellen als eine aus der Scheidung der beiden Functionen hervorgehende Einrichtung, wo ein von der Gliedmasse abgelöster Theil die Kieme, der übrige das Bewegungswerkzeug repräsentirt. Im ersteren Falle ist die Locomotion für die Respiration erforderlich, im letzteren Falle dagegen bestehen beide von einander unabhängig. die Respiration wird ohne Locomotion vollzogen, wobei besondere den Wasserwechsel besorgende, somit die Locomotion in dieser Hinsicht ersetzende Organe sich ausbilden. An beiden Organen ist damit die für die einseitige Weiterbildung nöthige Selbständigkeit gegeben.

Die Ausbildung der Organe des Körpers betrifft nicht immer sämmtliche in gleichem Maasse. Häufig bleibt das eine oder das andere auf einem niederen Zustande stehen, und es erhält sich so eine niedere Einrichtung in einem sonst hoch differenzirten Organismus. Es ist daher irrig aus der Differenzirungshöhe des Organismus auf die einzelnen Organe

zu schliessen, vielmehr sind die letzteren nur aus den gleichwerthigen Organen anderer Organismen zu beurtheilen.

Der durch die Differenzirung auf die Ausbildung wirkende Factor muss in der im Kampfe ums Dasein gesteigerten oder modificirten Leistung des Organes, also in Anpassung an äussere Lebensbedingungen gesucht werden, wobei dann der Vererbung ihre Bedeutung zukommt, insofern diese nicht blos eine Fortsetzung der erworbenen Charaktere bedingt, sondern auch eine Steigerung derselben zu erzielen vermag.

Eine gleichfalls von der Differenzirung abhängige, weil sie voraussetzende gesetzmässige Erscheinung ist die Rückbildung oder Reduction. Ihr Resultat ist an sich das Gegentheil des Resultates der Differenzirung. Letztere liefert Complicationen des Organismus, die Reduction dagegen Vereinfachungen, und lässt damit Organe oder Organismen wieder auf relativ niedere Stufen zurücktreten. In Beziehung auf den Gesammtorganismus und das Verhalten desselben zu anderen, leistet die Reduction jedoch ähnliches wie die Differenzirung, indem sie zur Mannichfaltigkeit der Formzustände beiträgt.

Sie kann entweder nur einzelne Einrichtungen des Körpers, oder grössere Organcomplexe, oder endlich den ganzen Körper betreffen, zeigt daher, wie die Differenzirung, sehr verschiedene Grade. Verschieden ist sie wieder, je nachdem sie sich am Individuum, oder an der Art, oder an der Gattung äussert. Dort wird sie als ein Process, hier als ein Zustand wahrzunehmen sein, welch' letzteren man nur durch Vergleichungsreihen verwandter Formen in die einzelnen Stadien eines Vorganges zerlegen kann. Hinsichtlich der ihr unterliegenden Organe sind zweierlei Verhältnisse zu unterscheiden. Das der Rückbildung unterworfene Organ, kann ausserhalb der Summe von Einrichtungen stehen, welche dem bezüglichen ausgebildeten Organismus zukommen, und besitzt dann nur eine vorübergehende, provisorische Bedeutung. Solche im Verlaufe der Entwickelung liegende Reductionen können an sich Vereinfachungen hervorbringen, indem aber die gleichzeitig an anderen Theilen stattfindende Differenzirung wieder neue, höhere Organe schafft, ist jene Rückbildung kein den Organismus niederhaltendes Moment, vielmehr gibt sie für das Umsichgreifen einer anderen Richtung der Differenzirung eine Bedingung ab. Hieher gehören die Rückbildungen der Attribute gewisser Entwickelungszustände des Individuums (Larvenorgane). (Vergl. S. 6.)

Die andere Art der Rückbildung betrifft Organe, die dem ausgebildeten Organismus oder seiner Anlage angehören. Sowohl das bereits gebildete, in voller Function erscheinende, als das erst angelegte, primär differenzirte Organ kann ihr unterliegen, und dadurch wird der Rückbildungsprocess in verschiedenem Maasse deutlich. Wird nur das angelegte Organ betroffen, so liegt der Vorgang oft schwer erkennbar zwischen den Differenzirungsprocessen, die den übrigen Organismus betreffen. Dagegen muss der Process um so prägnanter erscheinen, je mehr die Differenzirung bereits vorgeschritten oder vollendet war.

Die Reduction eines Organes steht in nothwendigem Zusammenhang mit der Function, deren Aenderung als das die Rückbildung bedingende Moment gelten muss. Die Aussergebrauchstellung eines Organs ruft dessen regressive Veränderung hervor, wobei man sich freilich die erstere ebenso wenig als nur vorübergehend, wie die letztere als plötzlich oder rasch auftretend vorzustellen hat.

Wenn auch durch die Reduction im Ganzen eine Vereinfachung der Organe und damit auch des Organismus hervorgerufen wird, so ist dadurch noch keine den Organismus auf eine absolut tiefere Stufe führende Erscheinung gegeben. Vielmehr kann die Reduction, ähnlich wie sie bei Entfernung der Larvenorgane eine höhere Differenzirung möglich macht, auch für ganze Reihen von einander abstammender Organismen höhere Formen schaffen, indem sie das übrig bleibende sich höher entwickeln lässt. Hier gilt wieder die Reduction als Vorbereitung der Differenzirung. Vorwiegend betrifft sie die Zahlenverhältnisse der Theile, die mit der Verminderung sich individuell vervollkommnen.

Da die Rückbildung als ein allmählich sich äussernder Process erscheint, treten die davon betroffenen Organe uns in verschiedenen Stadien entgegen. Diese rudimentären Organe werden für die vergleichende Anatomie zu bedeutungsvollen Fingerzeigen für den Nachweis verwandtschaftlicher Beziehungen, und lehren zugleich, wie ein Organ auch ohne die ihm ursprünglich zukommende Function, ja sogar häufig ohne eine für die Zwecke des Organismus verständliche Bedeutung sich noch längere Zeit forterhält, ehe es völlig verschwindet. (Vergl. oben S. 7.)

Die Rückbildung kann jedes Organsystem treffen, und an jedem Bestandtheil eines solchen sich kundgeben. Sie äussert sich ebenso an der Form wie am Volum und der Zahl der Theile, und trifft nicht minder die Texturverhältnisse. Die Bedingungen dazu sind zunächst in Verhältnissen zu suchen, die ändernd auf den Organismus einwirken. Je nach der Summe der betroffenen Organe gibt sich die Reduction mehr oder minder am ganzen Organismus kund.

Indem wir durch die Vergleichung überall Ausbildungen oder Rückbildungen nachweisen können, erscheint uns der Organismus als etwas in Bewegung Begriffenes, durch die verschiedensten Formzustände hindurchlaufend. Als Componenten dieser Bewegung stellen sich die Veränderungen der einzelnen Organe dar, und in diesen wieder die Erscheinungen im Bereiche der Elementar-Structur, der Zellen.

Correlation der Organe.

§ 48.

Die aus der Differenzirung wie der Reduction entstandenen Veränderungen des Organismus bedingen in den ihnen zu Grunde liegenden Causalmomenten eine neue Erscheinungsreihe. Wie schon aus dem Be-

griffe des Lebens als der harmonischen Aeusserung einer Summe gesetzmässig sich bedingender Erscheinungen hervorgeht, kann keine Thätigkeit eines Organs in Wirklichkeit für sich bestehend gedacht werden.

Jegliche Art von Verrichtung setzt eine Reihe anderer Verrichtungen voraus, und so muss auch jedes Organ innige Beziehungen zu den übrigen besitzen und wird von ihnen mehr oder minder abhängig sein. Jede Bewegung eines Muskels setzt die Existenz eines Nerven voraus. Für beide Organe ist wieder das Bestehen eines nutritorischen Apparates Voraussetzung. So tritt eine Function mit einer andern anscheinend fremden in nächste Beziehung. Dieses zuerst von Cuvier näher begründete, und als Correlation bezeichnete Verhalten bahnt uns den Weg, auf welchem wir zu einer richtigen Auffassung des thierischen Organismus gelangen können. Vor Allem stellt sich hier obenan die Würdigung des Organismus als eines individuellen Ganzen, das ebenso durch seine Theile bedingt ist, wie ein Theil den andern voraussetzt. Die Correlation ist eben darum ein nothwendiger Ausfluss dieser Auffassung.

Sowohl die Einrichtungen im Grossen, als auch die anscheinend untergeordneteren Zustände der Organisation zeigen ihre Wechselbeziehung zu einander, und eine an einem Organsysteme gesetzte Veränderung ruft gleichzeitig an einer verschieden grossen Anzahl anderer Apparate Modificationen hervor. Diese sind also Anpassungen an Veränderungen, die wieder aus Anpassungen hervorgegangen sein können. Sie sind jedoch secundärer Natur, während jene andern die primären vorstellen, deren Quelle in der Aussenwelt zu suchen ist.

Man kann diese Wechselbeziehung oder Correlation in nähere und entferntere theilen, davon die erstere an einem Organsystem oder den damit functionell zusammenhängenden anderen Organsystemen sich äussert, indess die letztere an den functionell weiter abstehenden Organen zur Erscheinung kommt. In der Beurtheilung der Correlation leiten wesentlich physiologische Principien, es ist daher zu ihrer Erkenntniss die Kenntniss der Leistungen der einzelnen Organe oder doch die Schätzung ihres Werthes für die Oekonomie des Thierleibes unerlässlich. Ebenso ist von Wichtigkeit die Bekanntschaft mit den äusseren Lebensverhältnissen des Thieres, weil aus dieser sich die ursächlichen Momente ergeben, auf welche ganze Reihen von Beziehungen der Organe sich stützen.

Indem so die bestimmenden Momente für die Veränderungen des Organismus ausserhalb des letzteren liegen oder doch zum grossen Theile dort zu suchen sind, stehen sie ausserhalb unserer Aufgabe. Die vergleichende Anatomie findet damit ihre Grenze, jenseits derselben noch ein weites aber öde liegendes Feld erkennend, auf dem bei einmal in Angriff genommener Bebauung für die biologische Erkenntniss nur reiche Ernten zu gewinnen sein würden.

Grundformen des Thierkörpers.

§ 49.

Bei der unendlichen Mannichfaltigkeit der äusseren Zustände thierischer Organismen ist es Bedürfniss nach Grundformen zu suchen, auf welche jene Mannichfaltigkeit zurückführbar ist. Ebenso werden die Bedingungen zu ermitteln sein, unter deren Einfluss die bedeutendsten Modificationen jener Formen entstehen. Für beides können verschiedene Wege eingeschlagen werden. Wir wählen den kürzesten, indem wir von den niedersten Zuständen des thierischen Organismus ausgehen.

Es ist der Zustand, in welchem die Gastrulaform sich uns darstellt und der bei der Verbreitung dieser Form für unsere Zwecke die günstigsten Verhältnisse bietet. Bei etwa sphärischer oder ovaler Gestaltung eines solchen Organismus trifft man an einer Stelle der Körperoberfläche die Mundöffnung.

Denkt man sich senkrecht durch die verdauende Cavität eine Axe (Fig. 16 *A B*) gelegt, so wird der eine der Mundöffnung entsprechende Pol den oralen Pol, der entgegengesetzte den aboralen Pol vorstellen. Diese Axe (*A B*) ist die Hauptaxe des Körpers. Bei gleichmässig cylindrisch oder sphärisch gestaltetem Körper kann man senkrecht zu dieser Hauptaxe beliebig viele Linien durch den Körper gezogen denken, die Nebenaxen (*a b*, *c d*). Sie werden unter obiger Voraussetzung sämmtlich unter sich gleichwerthig sein. Die Nebenaxen sind unter sich indifferent, und charakterisiren damit einen niederen Zustand. Sowohl bei vollständig freier Bewegung im Wasser als auch bei erfolgendem Sichfestsetzen, was selbstverständlich am aboralen Pole erfolgt, wird der Organismus sich durch Ausbildung einer verschieden grossen Zahl von Nebenaxen differenziren, wo es sich um eine Erhaltung des Gleichgewichts nach den verschiedenen Richtungen handelt. Wir begegnen somit hier einem statischen Moment. Die Ausbildung des Organismus in der Richtung der Nebenaxen erfolgt entweder durch äussere Anhangsgebilde, Tentakel u. dergl. oder durch Differenzirung der Darmhöhle oder durch die Anlage anderer Organe, z. B. der Keimdrüsen, in der Richtung jener Axen. Dabei werden nicht mehr alle beliebig gedachten Nebenaxen einander gleich sein. Die, in deren Richtung Organe gesondert sind, werden sich von den anderen

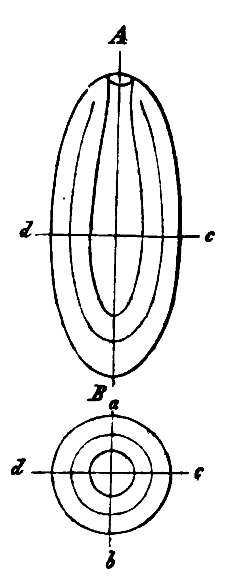


Fig. 16. Schematische Darstellung der Körperaxen. *A B* Hauptaxe, *a b*, *c d* Nebenaxen. In der unteren Figur ist das Querschnittsbild der oberen mit 2 Nebenaxen angegeben.

unterscheiden. Sie sind aus dem Zustande der vorherigen Indifferenz in jenen der Differenz übergegangen. Daraus ergibt sich die bei den Cölenteraten waltende sogenannte strahlige Grundform des Leibes, die also nach dem oben erwähnten Axenverhältnisse zu beurtheilen ist. (Vergl. Fig. 17.) Die Bedeutung der Mundöffnung für den Organismus lässt die in ihrer Nähe entstehenden Differenzirungen von besonderem Werthe erscheinen. Sie erlangen als Tentakel etc. eine mannichfache Ausbildung, und bedingen für den vom Munde eingenommenen Körpertheil im Gegensatze zu dem aboralen Körpertheile eine reichere Gestaltung.

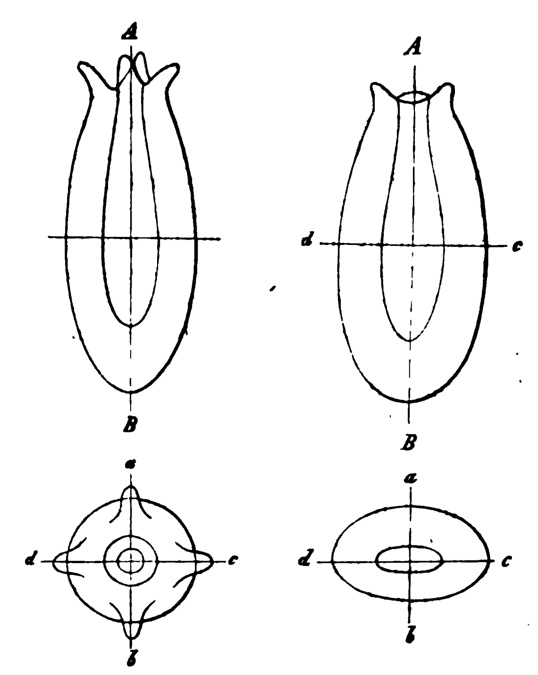


Fig. 17. Radiäre Grundform mit der Axenbezeichnung wie in voriger Figur. Auf das untenstehende Querschnittsbild ist die vordere Ansicht des Körpers eingezeichnet, um die in der Richtung von 2 Queraxen sich differenzirenden Anhangsgebilde (Tentakel) darzustellen.

Fig. 18. Schematische Darstellung der Differenzirung der Nebenaxen. In der Hauptfigur ist die Entstehung eines Kopftheiles durch ein dorsales Tentakelpaar angedeutet. Die untere Figur stellt den Querschnitt der oberen und damit die beiden Nebenaxen dar.

Entbehrt der Körper bei einem in der Richtung der Hauptaxe stattfindenden Wachsthum der Befestigung am Boden, so wird sich, wenn er letzterem der Länge nach sich auflagert, und in dieser Weise die Locomotion vollzieht, daraus ein Causalmoment für eine Aenderung der Bedeutung der Axen ergeben. Die Hauptaxe wird dieselbe bleiben, aber die Nebenaxen werden nach der Bedeutung der durch sie verbundenen Flächen different werden müssen. Bei constanter Berührung der Bodenfläche mittels einer und derselben Seite des Körpers bildet diese zur ventralen Fläche sich aus, indess die andere zur Rückenfläche sich gestaltet. Beide, Bauch- und Rückenfläche, stehen unter verschiedenen Bedingungen, müssen verschiedenartig sich differenziren, sowie auch beide Seitenflächen — oder bei ganz flach ausgebreitetem Körper die Seitenränder — von Rücken- und Bauchfläche sich verschieden verhalten müssen.

In diesen Verhältnissen spricht sich die Ausbildung von nur zwei Nebenaxen verschiedenen Werthes aus. Die eine verbindet Bauch- und

Rückenfläche, sie ist die Dorsoventral-Axe (Fig. 18 *a b*), die andere die beiden Seitenflächen (*c d*) des Körpers, sie ist die Transversal- oder Queraxe. Die den Polen der ersten oder Dorsoventral-Axe entsprechenden Flächen sind einander ungleichwerthig, indess jene der Pole der Queraxe einander gleichwerthig sind. In der Queraxe erhält sich somit ein primitiver Zustand, der für die andere Nebenaxe durch die dorsoventrale Differenzirung verloren ging. Diese zweite aus der Gastrula ableitbare Form, gewöhnlich als bilaterale Symmetrie bezeichnet, beginnt bei den Würmern und waltet von da an durch alle höheren Abtheilungen.

Bei der im ersten Zustande bestehenden Indifferenz der Nebenaxen des Körpers können in der architectonischen Zusammensetzung des letzteren ebenso beliebig viele gleiche Stücke angenommen werden als Nebenaxen gedacht werden können. Mit der Differenzirung von Nebenaxen treten auch die am Körper zu denkenden Theilstücke in ein bestimmtes numerisches Verhalten. Sie werden als Gegenstücke, Antimeren, bezeichnet. Sind zwei Nebenaxen unter gleichem Verhalten different geworden, so bestehen vier Antimeren, da man den Körper der Richtung jener Nebenaxen gemäss in vier einander entsprechende Theile zerlegen kann. Bei dem Differentwerden von zwei ungleichen Nebenaxen setzt sich der Körper dagegen nur aus zwei Antimeren zusammen: zwei Körperhälften, in eine rechte und linke unterschieden, entsprechen einander. Damit ist die eudipleure Grundform ausgebildet.

§ 50.

Die bereits vorhin angeführte, den oralen Pol vom aboralen auszeichnende Differenzirung verleiht diesem Körpertheile eine höhere Bedeutung. Wie bei der radiären Hauptform prägt sie sich aber auch bei der anderen, und zwar in noch mannichfaltigerer Weise aus. Es ist nicht allein die Lage der Mundöffnung, welche in ihrer Nachbarschaft vielerlei als Hilfsorgane beim Einfangen oder bei der Aufnahme der Nahrung praktisch werdende Differenzirungen von Organen begünstigt, sondern es ist auch die grössere Bedeutung, welche dem vorderen Körperende bei der Locomotion zutheil wird. Diesem Theile kommt die Initiative zu. Er hat dem übrigen Körper den Weg zu bestimmen, oftmals auch zu bahnen; er begegnet tausend fremden Gegenständen, die er zu prüfen, zu suchen oder zu meiden hat. Er steht somit unter anderen äusseren Einwirkungen als der entgegengesetzte Körpertheil. Die Dignität dieser Beziehung der Lage erhellt aus dem Umstande, dass die Mundöffnung keineswegs stets dem vorderen Körperende entspricht, dass sie vielmehr häufig näher an die ventrale Fläche rückt, oder sogar völlig auf diese übergeht, ohne dass die Ausbildung des vorderen Körperendes eine Einbusse erleidet. Diese Ausbildung des vorderen Körpertheiles erfolgt vornehmlich durch Entfaltung von Sinnesorganen mancherlei Art, also von Organen, welche die Beziehung des Organismus zur Aussenwelt vermitteln, und selbst wieder

mit mannichfaltigen Hilfsorganen verknüpft sind. Damit steht die Ausbildung des centralen Nervenapparates in engstem Connexe. Der ganze Abschnitt erlangt damit einen höheren Werth für den Gesammtorganismus, denn er birgt und trägt die, letzteren zu höherer Stufe hebenden und ihn sogar beherrschenden Organe. Wir unterscheiden daher diesen vorderen Körpertheil als einen bevorzugten, als **Kopf**. Die Differenzirung eines Kopfes erscheint also primär von der Lage der Mundöffnung abhängig. Diese bestimmt die Richtung der Locomotion, und von dieser aus, somit secundär, gewinnt der Vordertheil des Körpers seine mannichfaltigen Auszeichnungen. Das Auftreten eines Kopfes ist zugleich eine den ganzen Körper betreffende Sonderung, indem dieser dadurch mindestens in zwei sich verschieden verhaltende Abschnitte getheilt werden kann.

Metamerie des Körpers.

§ 51.

Die einheitliche Gestaltung des Organismus ist nur für niedere Zustände charakteristisch, sei es bleibend bei fast allen Cölenteraten, oder in den unteren Klassen der Würmer, sei es vorübergehend in den höheren Abtheilungen des Thierreiches. Mit dem Wachsthume des Körpers zu bedeutenderer Länge sehen wir den Beginn der Zerlegung des Organismus in einzelne sich folgende Abschnitte, äusserlich bemerkbar durch trennende Einschnitte, oder durch regelmässige Vertheilung von Anhangsgebilden, Fortsätzen des Körpers; innerlich ausgeprägt durch die Anordnung der Organe nach den einzelnen sich folgenden Abschnitten. Wir bezeichnen diese Segmentirung des Körpers als **Metamerie**, die einzelnen Segmente sind Folgestücke, **Metameren**. Die den Körper gliedernde Metamerie beruht wiederum auf einer Differenzirung. Aus dem anfänglich gleichartigen, indifferenten, geht verschiedenes hervor, und die einzelnen Metameren sind verschieden, sie sind etwas neues im Gegensatze zum früheren Zustande, sie sind aber auch, bei aller Gleichartigkeit verschieden unter sich, nämlich durch die ihnen zukommende Lage.

Die Metamerie ist nicht überall, wo sie wahrnehmbar, gleich deutlich ausgeprägt. Bald zeigt sie sich an diesem oder jenem Organ oder Organsystem mehr als an einem andern, und bei wieder anderen Organen kann sie gänzlich vermisst werden. Sie lässt Zustände des Beginnes und der nicht ausgeführten Beendigung mannichfach erkennen. Wo man sie am vollständigsten entfaltet trifft, beherrscht sie den ganzen Organismus, ist an allen Organen ausgeprägt, so dass jedes Metamer seine besonderen Organe besitzt, und einzelne allen Metameren gemeinsame Organsysteme wieder nach den Metameren besonders differenzirt erscheinen (Bauchganglienkette). Der Organismus wird dadurch zu einem vieltheiligen. Daran knüpfen Zustände an, in welchen den Metameren eine selbständige Bedeutung zukommt. In dem Maasse als ein Metamer die Abhängigkeit

vom Gesammtorganismus durch die Ausbildung seiner eigenen Organe aufgibt, emancipirt er sich vom Ganzen, und gewinnt die Befähigung zu freier Existenz. Daher leiten sich manche Erscheinungen ab, die man als Sprossung bezeichnet (Würmer).

§ 52.

Ein causales Moment für die Metamerie darf wohl, wie oben angedeutet, im Wachsthum gesucht werden. Man kann sich vorstellen, dass mit dem Auswachsen des Körpers in die Länge an einzelnen daran theilnehmenden Organsystemen eine stellenweise, für den Organismus praktisch werdende Ausbildung Platz greift. So ist die äusserliche Metamerie mit der Beweglichkeit des Körpers in Zusammenhang zu bringen, und vielleicht nimmt von da aus die gesammte Erscheinung ihren Anfang. Manche Thatsachen sprechen dafür. Jedenfalls sind zahlreiche Beispiele für die allmähliche Ausbildung der Metamerie vorhanden, die nicht sofort an allen Organsystemen sich ausspricht. Eine sichere Begründung steht noch aus. Das gilt auch bezüglich des Zusammenhangs mit der Sprossung, die wiederum vom Wachsthum sich ableitet. In manchen Fällen hat es zwar den Anschein, als ob die Sprossung zur Metamerie hinführe, so dass die Metameren Sprossen vorstellten, die mit dem Organismus in Zusammenhang blieben, und nur in einzelnen Fällen eine höhere Individualitätsstufe erreichten. Allein einer Verallgemeinerung der Bedeutung dieses Vorganges stehen viele Thatsachen unvollkommener Metamerie im Wege, so dass in ihm keineswegs der ausschliessliche Grund der Metamerie gefunden werden kann.

Durch die Metamerie wird eine Vervollkommnung des Organismus angebahnt. Er empfängt durch sie einen grösseren Reichthum von Organen, wenn diese anfänglich auch nur Wiederholungen einer und derselben Einrichtung vorstellen. Mit der grösseren Unabhängigkeit der einzelnen Abschnitte wird deren Action freier, und endlich wird in der grösseren Summe einzelner Organe der Differenzirung ein weiter Spielraum geboten. Diese gewinnt denn auch überall Boden, und gestaltet unter Vermannichfaltigung der Function die den einzelnen Metameren zugetheilten Organe in verschiedener Richtung um. Ausbildung und Rückbildung der metameren Organe verleihen den Metameren verschiedenen Werth, und führen zu einer Differenzirung der Metameren selbst, die äusserlich in Umfang und Form derselben sich verschiedenartig ausdrückt. Damit verlieren die Metameren ihre ursprüngliche Gleichartigkeit. Auch das Maass ihrer Selbständigkeit verringert sich, und Summen anfänglich discreter Metameren verschmelzen allmählich zu grösseren Abschnitten. So gehen Metamerencomplexe hervor, an denen die Zusammensetzung aus Theilstücken des Körpers nur noch angedeutet ist, oft nur in Spuren erkennbar. Bald sind es grössere Abschnitte des Körpers, welche diese Concrescenz eingehen, bald kleinere. Im Ganzen wird wieder

dadurch eine Differenzirung am Organismus ausgeprägt, indem derselbe dann theils aus noch freien, selbständigen, theils aus verschmolzenen Metameren besteht. Endlich besteht auch ein Untergang der Metamerie und dann sind es nur noch einzelne Organe, welche für die einmal bestanden habende Erscheinung oft schwer verständliches Zeugniss geben. Alle Zustände der Metamerie bilden somit ebenso viele Quellen, aus denen dem Organismus eine Vermannichfaltigung seiner äusseren und inneren Organisation erfliesst.

Vergleichung der Organe.

§ 53.

Die Wandelung der Organisationsverhältnisse in den einzelnen grösseren und kleineren Abtheilungen des Thierreichs lässt uns beim ersten Blicke mehr die Verschiedenheit als die Uebereinstimmung wahrnehmen. Diese tritt um so mehr hervor, je bedeutender die Divergenz ist, welche die einzelnen Abtheilungen darbieten. Es ist aber Aufgabe der vergleichenden Anatomie, den Veränderungen der Organisation nachzugehen und aus dem Veränderten, Umgewandelten das Gleichartige aufzusuchen, wie tief verborgen es auch liegen mag. Gleichartig kann aber ein Organ mit einem anderen in doppeltem Sinne sein. Einmal nach seinen functionellen Beziehungen, also in physiologischer Hinsicht, dann aber auch nach seinem genetischen Verhalten sowie in seinen anatomischen Beziehungen, also vom morphologischen Gesichtspunkte aus. Beide Beziehungen eines Organs sind scharf auseinander zu halten. Der Wechsel der Function bei einem und demselben Organe, ebenso wie die Gleichartigkeit der Verrichtungen von morphologisch sehr differenten Organen veranlassen der physiologischen Beziehung einen untergeordneten Werth bei der Vergleichung zuzutheilen. Die Kieme eines Fisches und die Kieme eines Krebses oder eines Cephalopoden sind Organe der Athmung, sogar mit einem in manchen Punkten übereinstimmenden Bau, und doch sind alle drei morphologisch bedeutend verschiedene Gebilde, wie sich aus ihrem Verhalten zum Gesammtorganismus ergibt. Die Betonung der Gleichartigkeit der Function würde also morphologisch differente Organe zusammenbringen und damit vom Ziele der vergleichenden Anatomie sich entfernen. Wir scheiden demnach die physiologische Gleichartigkeit als Analogie von der morphologischen, als Homologie und betrachten nur den Nachweis der letzteren als unserer Aufgabe gemäss.

Die Homologie liegt um so offener, je kleiner die Abtheilung ist, aus der die Vergleichungsobjecte stammen. Sie entspricht demnach dem supponirten Verwandtschaftsverhältniss. In der mehr oder minder deutlichen Homologie drückt sich der nähere oder entferntere Grad der Verwandtschaft aus. Er wird in dem Maasse zweifelhaft als der Nachweis

von Homologien sich unsicher gestaltet. Wie weit die Homologie sich durch das ganze Thierreich erstreckt, ist daher noch keineswegs fest zu bestimmen. Jedenfalls haben zahlreiche Forschungen eine grössere Anzahl homologer Einrichtungen selbst für sonst divergente Abtheilungen aufgedeckt, und damit die Grenzen der Homologie weiter hinaus gerückt, als früher anzunehmen gestattet war.

Die Homologie wird in Folge der verschiedenen Art, welche die morphologische Uebereinstimmung bieten kann, in zwei Hauptabtheilungen gespalten, eine allgemeine und eine specielle Homologie.

§ 54.

I. Allgemeine Homologie besteht, wenn ein Organ auf eine Kategorie von Organen bezogen wird, oder wenn ein damit verglichenes Einzelorgan nur als Repräsentant einer solchen Kategorie zu gelten hat. Die Kategorien werden dann immer aus mehrfach im Körper vorhandenen Organen oder Theilen bestehen. Wenn wir die Körpersegmente eines Gliederthieres, die Wirbel, die Gliedmassen eines Thieres etc. unter einander vergleichen, begründen wir allgemeine Homologien. Diese löst sich wieder in Unterabtheilungen auf, nach der Art der Organkategorie, die bei der Vergleichung diente.

1) Homotypie, an Organen, die sich als Gegenstücke zu einander verhalten, z. B. die Organe der beiderseitigen Körperhälften; die rechte Niere ist der linken, das rechte Auge dem linken homotyp u. s. w. Wenn diese Beispiele die Nothwendigkeit der Aufstellung dieser Abtheilung nicht hervortreten lassen, so ist dabei zu erwägen, dass homotype Organe nicht immer gleich sich verhalten. Oft sind sie so umgeformt, dass die Homotypie unkenntlich geworden und eine Aufgabe der Forschung vorstellt.

2) Homodynamie (die allgemeine Homologie Owen's, z. Th. auch dessen Homologie der Reihe in sich begreifend), zwischen Körpertheilen bestehend, die auf eine allgemeine, durch Reihenfolge sich äussernde Formerscheinung des Organismus sich beziehen. Dadurch, dass diese Theile, den Typus des Organismus bestimmend, in der Längsaxe desselben angeordnet sind, unterscheidet sich die Homodynamie von der nächstfolgenden Art. Homodyname Theile sind die Metameren, also: die Segmente der Gliederthiere, Wirbelabschnitte (Urwirbel) der Vertebraten etc.

3) Homonomie. Sie bezeichnet das Verhältniss derjenigen Körpertheile zu einander, die an einer Queraxe des Körpers, oder nur an einem Abschnitte der Längsaxe gelagert sind. Die Strahlen der Brust- und Bauchflosse der Fische, die einzelnen Finger und Zehen der höheren Wirbelthiere sind homonome Gebilde.

Ausser diesen Unterabtheilungen der allgemeinen Homologie sind noch andere unterscheidbar, die jedoch von sehr untergeordneter Bedeutung sind.

§ 55.

II. Specielle Homologie, Homologie im engeren Sinne. Wir bezeichnen damit das Verhältniss zwischen zwei Organen gleicher Abstammung, die somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind. Da das Aufsuchen der speciellen Homologieen genaue Nachweise der verwandtschaftlichen Beziehungen erfordert, so ist die Vergleichung innerhalb der niederen Abtheilungen des Thierreiches meist nur auf die Organsysteme beschränkt; erst bei den Wirbelthieren vermag sie sich auf engere Verhältnisse zu erstrecken. Wir können so z. B. unter den Würmern oder bei den Mollusken kaum einzelne Abschnitte des Darmrohres mit Sicherheit als homolog bezeichnen, indess wir bei den Wirbelthieren sogar unansehnlichere Gebilde (z. B. die Cöcalbildungen des Darmes, von den Amphibien an) mit Entschiedenheit als homolog erklären können. Am bestimmtesten sind die Homologieen an Skelettheilen, den genauest durchforschten Organen nachweisbar. Der Nachweis der speciellen Homologieen bildet einen grossen Theil der Hauptaufgabe der vergleichenden Anatomie.

Die specielle Homologie muss wieder in Unterabtheilungen zerfällt werden, je nach dem Zustande der bezüglichen Organe, die entweder in ihrem morphologischen Befunde wesentlich unverändert, oder in demselben durch Hinzutreten oder Wegfall von Theilen geändert sind. Ich unterscheide daher:

1) Complete Homologie, wenn das bezügliche Organ, zwar in Gestalt, Umfang und manchen anderen Beziehungen modificirt, sich in Lage und Verbindung unverändert und vollständig erhalten hat. Diese Homologie findet sich meist innerhalb der engeren Abtheilungen, seltener bei den weiteren. Complete Homologie zeigen z. B. die Oberarmknochen von den Amphibien bis zu den Säugethieren, das Herz der Amphibien und Reptilien u. s. w.

2) Incomplete Homologie. Diese besteht darin, dass ein Organ im Verhältniss zu einem andern ihm sonst völlig homologen noch andere, jenem fehlende Theile mit umfasst, oder umgekehrt: dass ein Organ im Verhältniss zu einem andern um einen Bestandtheil vermindert ist. Als Beispiel mag das Herz der Wirbelthiere dienen. Von den Cyclostomen an ist das Organ durch die ganze Abtheilung der Vertebraten homolog; die Homologie ist aber incomplet, denn bei den Fischen liegt noch ein Theil, der Venensinus, ausserhalb des Herzens, der in den höheren Abtheilungen ins Herz aufgenommen wird, und z. B. bei den Säugethieren in den rechten Vorhof übergegangen ist. Die Homologie zwischen Fisch- und Säugethierherz ist also incomplet durch Zunahme. In einem andern Falle kann sie durch Abnahme unvollständig sein. Der umgekehrte vorige Fall könnte hier ebenfalls als Beispiel dienen, wenn es gestattet wäre, das Fischherz als eine Reduction aufzufassen. Ein Beispiel bietet sich an

den Brustflossen der Fische. Das Skelet dieser Organe befindet sich bei den Ganoïden oder Teleostiern durch Reduction in incompleter Homologie zu jenem der Selachier. Hier sind Theile verschwunden, die demselben Organe ursprünglich angehörten, wie im ersterwähnten Beispiele Theile zu einem Organe hinzukamen, die, obwohl anfänglich vorhanden, ihm doch nicht angehörten.

Systematische Gliederung des Thierreiches.

§ 56.

In der Gesammtorganisation jedes Thieres erkennt man eine Summe von Einrichtungen, welche es mit einer verschieden grossen Anzahl anderer Thiere gemeinsam hat. Diese Verhältnisse sind theils allgemeiner Natur, betreffen die Lagerungsbeziehungen der wichtigsten Organsysteme oder deren Anordnung, theils finden sie sich in specieller Ausführung der einzelnen Organe, und gehen da bis zu Uebereinstimmungen der Form-, Volum- und Zahlenverhältnisse herab. Der ordnende Geist des Menschen hat für diese Beziehungen der Organismen zu einander bestimmte Begriffe geschaffen, indem er die Summe aller sich im Wesentlichen gleich verhaltenden Individuen als Art bezeichnete, die durch eine Anzahl von Einrichtungen einander ähnlich erscheinenden Arten zur Gattung vereinigte und endlich diese wieder in grössere Abtheilungen, zu Familien, Ordnungen und Klassen verband. Daraus entstand das zoologische System, welches auf Erkennung und Verknüpfung des Uebereinstimmenden, Unterscheidung des Getrennten beruhend, sich als der Ausdruck der Gesammterkenntniss des Thierreiches ergibt.

So lässt sich das gesammte Thierreich in eine Anzahl grösserer Abtheilungen bringen, deren jede durch eine Summe von Eigenthümlichkeiten von der anderen verschieden ist. Der daraus resultirende Charakter zeigt sich durch alle Unterabtheilungen und lässt sich selbst bei grosser Verschiedenheit des Einzelnen noch erkennen. Dies hat man als »Typus« bezeichnet. Typus bedeutet also eine Summe am Organismus sich äussernder Charaktere, die innerhalb einer grössern Abtheilung des Thierreiches herrschend sind, indem sie sowohl im Laufe der Entwickelung als im ausgebildeten Zustande sich aussprechen. Danach sind solch' grössere, von anderen durch gewisse Grundzüge der Organisation verschiedene Abtheilungen selbst als »Typen« bezeichnet worden.

Bei jedem Typus bemerken wir an den ihn zusammensetzenden Abtheilungen eine Variation der Einrichtungen, so zwar, dass nicht selten gerade das für den Typus Charakteristische in einzelnen Formen verloren zu gehen scheint. Dann ist es immer die Ontogenie, welche den Zusammenhang der betreffenden Organismenformen mit dem »Typus« erkennen lässt.

Wenn wir die Uebereinstimmung der Organisation verschiedener Individuen aus deren gemeinsamer Abstammung zu erklären vermögen, und damit uns vorstellen, dass jene Uebereinstimmung auf einer Verwandtschaft beruht, so werden wir entferntere Aehnlichkeiten auch auf Rechnung einer entfernteren Verwandtschaft setzen dürfen. Die einer Art (Species) angehörenden Individuen betrachten wir somit als unter einander näher verwandt, als die Repräsentanten verschiedener Arten, und innerhalb der Art werden wieder die durch einzelne Besonderheiten ausgezeichneten Individuen, die man als Unterart (Subspecies) zu vereinigen pflegt, gleichfalls von gemeinsamen Eltern abzuleiten sein.

Diese innerhalb kleinerer Kreise sich kundgebende Erscheinung, dass die Eigenthümlichkeiten der Organisation sich durch Vererbung auf andere Individuen fortsetzen, in dieser Weise anzuerkennen, trägt Niemand Bedenken. Zum grossen Theil unterstellt sie sich sogar der directen Beobachtung dadurch, dass sie uns die Nachkommenschaft den Eltern ähnlich zeigt. Indem wir diese Auffassung der Verwandtschaft auch auf weitere Kreise übertragen, das Gemeinsame der Organisation als die Folge der gemeinsamen Abstammung beurtheilend und die Divergenz der Organisation von Anpassungen ableitend, stellen wir uns auf den Standpunkt der Descendenztheorie. (Vergl. §§. 4 u. 5.) Wir fassen demzufolge die als »Typen« bezeichneten grossen Abtheilungen als Stämme (Phylen) auf, damit das Gemeinsame, Typische in dem ihnen zu Grunde liegenden Momente bezeichnend.

Innerhalb eines Stammes hat sich eine thierische Organisationsform nach den verschiedensten Richtungen hin entfaltet, die allmählich vom Einfachen zum Complicirteren, vom Niederen zum Höheren hinleiten. Aus einer fortgesetzten Differenzirung lassen sich die Kategorien ableiten, die wir als Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen unterscheiden. Diese Unterabtheilungen entsprechen den Ramificationen des Stammes, in denen die Divergenz des Charakters sich ausprägt.

Wenn die Verschiedenheiten der Klassen, Ordnungen etc. von einander so bedeutend sind, dass sie gänzlich unvermittelt sich darstellen, so haben wir hiebei in Erwägung zu ziehen, dass in den lebenden Formen uns nur die letzten Ausläufer grossartig verzweigter Entwickelungsreihen von Organismen vorliegen, die in früheren oft in weitester Ferne liegenden Zeiträumen lebten und allmählich untergegangen sind. Zum Theil, wenn auch nur zum allergeringsten, bezeugen dies die paläontologischen Urkunden. Es sind die in den Erdschichten erhaltenen Reste untergegangener Wesen, welche die Vorläufer, theilweise auch die Stammeltern der später lebenden Organismen waren. Da die lebenden nur einen kleinen Bruchtheil der gesammten Organismenwelt bilden, die im Laufe der geologischen Entwickelungsperioden existirte, so können wir nicht erwarten, dass weit zurückliegende Verbindungen überall gleich deutlich hervortreten, dass überall die Uebergänge nachweisbar und der genealogische Zusammenhang klar und über allen Zweifel sich erkennen lasse.

Es gilt also vielmehr aus Fragmenten eine Zusammensetzung des Ganzen zu versuchen, verlorne Spuren der Zusammengehörigkeit zu finden. In den Organisationen der Thierkörper diese Nachweise eines genetischen Zusammenhanges zu liefern, bildet den wichtigsten Theil der vergleichend-anatomischen Aufgabe.

Nach dieser Auffassung haben wir uns für jeden Stamm eine von einer Urform ausgehende Entwickelungsreihe von Organismen vorzustellen, die während der geologischen Entwickelung sich in viele Aeste und Zweige differenzirte, von denen die meisten während verschiedener Perioden zu Grunde gingen, während einzelne, wenn auch grösstentheils verändert, bis heute sich lebend erhielten. Das in diesen vielfachen Differenzirungszuständen sich forterhaltende, von der Stammform her sich mit Modificationen vererbende Gemeinsame bildet das Typische der Organisation.

§ 57.

Nicht für alle grossen als Typen aufgefasste Abtheilungen ist gemeinsame Abstammung der zugehörigen Formen in gleichem Maasse nachweisbar. Für manche Abtheilung ist sogar eine polyphyletische Genese in hohem Grade wahrscheinlich, so dass andere als genealogische Gründe die bezüglichen Organismen vereinigen lassen. Solche Abtheilungen dürfen dann nicht als Stämme beurtheilt werden.

Solchen Verhältnissen begegnen wir gleich bei den niedersten Formen, in dem Grenzgebiete gegen das Pflanzenreich. Da es Organismen gibt, bei denen eine Reihe von Erscheinungen vermittelnde Zustände nach dem einen wie nach dem anderen Reiche erkennen lässt, wird es schwer, eine Grenze zu finden. Diese setzt die Feststellung des Begriffes Thier oder Pflanze voraus. Für den thierischen Organismus wird das Gemeinsame der Differenzirung als charakteristisch gelten können. Diese besteht in der Sonderung zweier Körperschichten, die oben (§ 28) als Ectoderm und Entoderm bezeichnet wurden, und von denen die Keimblätter der höheren Abtheilungen sich ableiten liessen. Die Ausschliessung aller übrigen niederen, diese Sonderung nicht eingehenden Organismen vom Thierreiche lässt aber manche zum Verständniss der thierischen Organisation wichtige Erscheinung ausser Betracht gerathen. Wie sehr es daher auch gerechtfertigt sein mag, jene niedere ausserordentlich mannichfaltige Organismenwelt als ein besonderes, zwischen Thier- und Pflanzenreich zu stellendes, für beide die Anfänge umschliessendes Reich, das der Protisten, zu behandeln, so erfordert unsere, auch die Anknüpfungen an diese niedersten Organismen mit umfassende Aufgabe, doch auch ein Eingehen auf jene. Wir fassen daher eine Anzahl von Abtheilungen der Protisten, welche nähere Beziehungen zu Thieren als zu Pflanzen besitzen, als Protozoën zusammen. Da ihre genetischen Verhältnisse zu einander völlig dunkel sind, kann die aus diesen Organismen

gebildete Abtheilung nicht als ein »Stamm« betrachtet werden. Dem entspricht auch der Mangel eines gemeinsamen Typus. Wir sehen sie also als niedere, unter den Protisten am meisten den Thieren nahekommende Organismen an, denen nicht die einzelnen Abtheilungen der höheren thierischen Organismen, sondern sämmtliche Abtheilungen derselben sich gegenüberstellen. Das erfordert ein Zusammenfassen der letzteren zu einer einzigen Gruppe, die man als **Metazoën** bezeichnet hat.

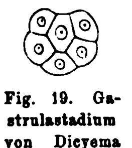


Fig. 19. Gastrulastadium von Dicyema typus.

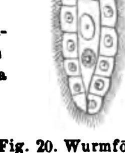


Fig. 20. Wurmförmiger Embryo von Dicyema typus. (Nach E. VAN BENEDEN.)

Protozoën und **Metazoën** sind nicht so ganz scharf geschiedene Abtheilungen. Bei den Protozoën sind nicht wenige aus einer Mehrzahl von Zellen zusammengesetzte bekannt. Es ist also mehr die Anordnung der Zellen in Schichten von bestimmtem functionellen Werthe, wodurch der metazoïsche Organismus charakterisirt wird. Hiefür scheinen ganz allmähliche Anfänge zu bestehen, in welchen die Schichten noch unvollständig sich darstellen. Wir finden Repräsentanten hiefür in den in den sogenannten Venenanhängen der Cephalopoden parasitisch lebenden Dicyemen, welche deshalb einer besonderen Erwähnung verdienen. Aus der Theilung einer Keimzelle geht ein Zellenhaufen hervor, in welchem eine einzelne grössere Zelle von einer Anzahl kleinerer in Gestalt einer zusammenhängenden Schichte umschlossen wird.

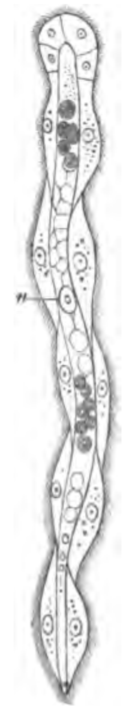


Fig. 21. Wurmförmiger Embryo von Dicyema typus. n Kern der Entodermzelle. (Nach E. VAN BENEDEN.)

Die centrale Zelle repräsentirt das Entoderm und ist nur an einer kleinen Stelle von der peripherischen, das Ectoderm vorstellenden Schichte, unbedeckt (Fig. 19). Die Entodermzelle wächst bedeutend in die Länge, mancherlei Differenzirungen ihres Protoplasma darbietend. Sie bildet die Grundlage des langgestreckten Körpers, und bleibt von den gleichfalls wachsenden, aber sich nur wenig vermehrenden Ectodermzellen bedeckt. Diese lassen feine Cilien hervorsprossen und bilden das Schutz- und Bewegungsorgan des Körpers, indess der in der Axe des Körpers liegenden Entodermzelle eine nutritorische Bedeutung sowie die Function der Fortpflanzung zukommt, denn in ihr bilden sich die nach zwiefachem Typus angelegten Keime der jungen Brut. (Fig. 20. 21.)

Der Organismus von Dicyema zeigt sich somit als ein zweischichtiger

mit functioneller Scheidung der beiden Schichten, davon die innere die morphologisch geringste Differenzirung besitzt, indem sie nur aus einer einzigen Zelle besteht. Ob darin ein primitiver Zustand sich ausspricht, ist jedoch deshalb nicht völlig sicher, weil die parasitische Existenz der Dicyemen die Rückbildung eines mehrzelligen Entoderms bedingt haben kann. Da aber in der klar liegenden Entwickelungsreihe dieser Thiere stets nur Eine Entodermzelle vorkommt, gewinnt der Befund an Bedeutung. Wie sich unter den Protozoën die mehrzelligen Formen in allmählichen Uebergängen an einzellige anschliessen, aus denen sie sich hervorgebildet haben werden, so zeigt nun unter den Metazoën Dicyema den Anfang einer Zellschichten-Sonderung des Körpers, wenn auch noch nicht in der Höhe der den Uebrigen zu Grunde liegenden Einrichtung, doch bereits in derselben Richtung, wie sie dort zum Ausdrucke kommt.

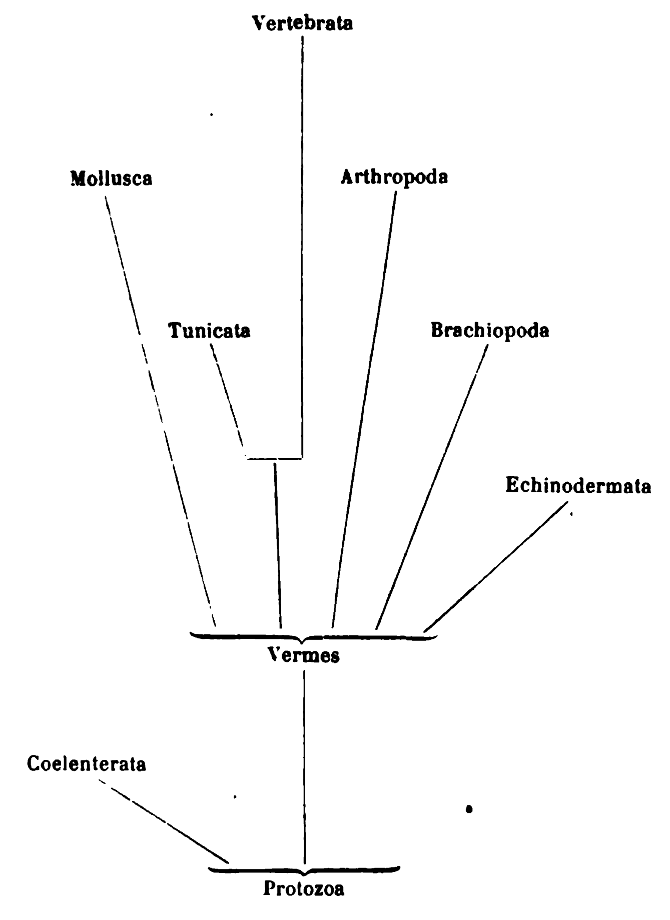
van Beneden, Ed., Recherches sur les Dicyemides. Bull. Acad. Belg. XLI. u. XLII. 1876.

§ 58.

Die Abtheilungen der Metazoën führe ich, die Dicyemen übergehend, in folgenden auf:

1. Cölenteraten,
2. Würmer,
3. Echinodermen,
4. Arthropoden,
5. Brachiopoden,
6. Mollusken,
7. Tunicaten,
8. Vertebraten.

Diese Abtheilungen repräsentiren der Mehrzahl nach einzelne Thierstämme, deren jeder in verschiedenem Maasse höhere und niedere Formen umschliesst. Aber der Grad der Organisationsentfaltung ist in jedem derselben verschieden, wie auch ihr Umfang ein verschiedener ist. Die in jeder Abtheilung sich äussernde Divergenz der Organisation gibt sich ebenso in den Beziehungen der ersteren zu einander kund, und es lassen sich in den niederen Stämmen Ausgangspunkte für die niederen Formen höherer Stämme erkennen. Damit ordnen sich diese grossen Abtheilungen in genealogische Gliederung. Für die einzelnen Abtheilungen ist das sie trennende Maass der Entfernung ein verschiedenes, eigenthümlich für jedes einzelne Verhältniss. Das Verhalten der einzelnen grossen Abtheilungen zu einander lässt sich in folgendem Stammbaume darstellen.



Die genauere Umgrenzung der einzelnen Abtheilungen wird in den speciellen Capiteln gegeben werden, ebenso die Motivirung der hier nur angedeuteten verwandtschaftlichen Beziehungen.

Literarische Hilfsmittel der vergleichenden Anatomie.

§ 59.

Für die wissenschaftliche Orientirung im Gesammtgebiete der Morphologie, vornehmlich bezüglich der in den vorhergehenden Paragraphen von mir nur in grösster Kürze behandelten Fragen ist als Hauptwerk zu sorgfältigem Studium zu empfehlen:

HÄCKEL, E., Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der Formenwissenschaft, mechanisch begründet durch die von CH. DARWIN reformirte Descendenztheorie. 2 Bde. Berlin 1866.

Ausserdem behandeln die Morphologie in fördernder Weise:

LEUCKART, R., Die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1848.

CARUS, V., System der thierischen Morphologie. 1853.

BRONN, Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper. Leipzig und Heidelberg 1858.

a. Von umfangreicheren Werken über das ganze Gebiet der vergleichenden Anatomie:

CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée recueillies et publiées par DUMÉRIL et DUVERNOY. 5 vols. Paris 1798—1805. Unter dem Titel: Vorlesungen über vergl. Anatomie, übersetzt und mit Anmerkungen versehen von H. FRORIEP und J. F. MECKEL. 4 Bde. Leipzig 1809—10.

——, Leçons etc., recueillies et publiées par DUMÉRIL. Seconde édition. 8 Tomes. Paris 1835—46.

MECKEL, J. F., System der vergleich. Anatomie. 6 Bde. Halle 1821—33 (unvollendet, Geschlechtsorgane fehlen).

MILNE-EDWARDS, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. I—XII. Paris 1857—76. Noch unvollendet.

LEYDIG, F., Vom Bau des thierischen Körpers. I. Band. 1. Hälfte. Tübingen 1864.

b. Als Lehr- und Handbücher der vergleichenden Anatomie:

CARUS, C. G., Lehrbuch der Zootomie. Leipzig 1818. Zweite Auflage als Lehrbuch der vergl. Zootomie. 2 Bde. Leipzig 1834.

WAGNER, R., Handbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Bde. Leipzig 1834. Neue Auflage als: Lehrbuch der Zootomie. 2 Bde. Leipzig 1843—48. (Zweiter Band, die Anatomie der wirbellosen Thiere enthaltend, von H. FREY und R. LEUCKART.)

v. SIEBOLD und STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Bde. Berlin 1845. Zweite Auflage als Lehrbuch der Zootomie. Bis jetzt nur Band I. Heft 1—2, Anatomie der Fische und Amphibien enthaltend, erschienen. Wird fortgesetzt.

BERGMANN, C. und LEUCKART, R., Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreiches. Stuttgart 1852.

SCHMIDT, O., Handbuch der vergl. Anatomie. Siebente Auflage. Jena 1876.

OWEN, R., Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals. 2. Auflage London 1855. — Of the vertebrate animals P. I. Fishes. London 1846.

JONES, RYMER, General outline of the organisation of the animal kingdom, and manual of comparative anatomy. 4th. Edit. London 1871.

HARTING, P., Leerboek van de Grondbeginselen der Dierkunde in haren geheelen Omvang. Deel I—III. Tiel 1864—74. Enthält auch die vergl. Anatomie.

St. GEORGE MIVART, Lessons in elementary anatomy. London 1873. (Einführung in die Anatomie des Menschen.)

c. Iconographische Darstellungen vom Baue der Thiere bieten:

CARUS, C. G., und OTTO, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie. 8 Hefte. Leipzig 1826—52.

WAGNER, R., Icones zootomicae, Handatlas zur vergl. Anatomie. Leipzig 1841.

Schmidt, O., Handatlas der vergl. Anatomie. Jena 1852.
Carus, V., Icones zootomicae. Leipzig 1857. Erste Hälfte. (Wirbellose Thiere.)
Leydig, F., Tafeln zur vergl. Anatomie. Erstes Heft. Tübingen 1864.

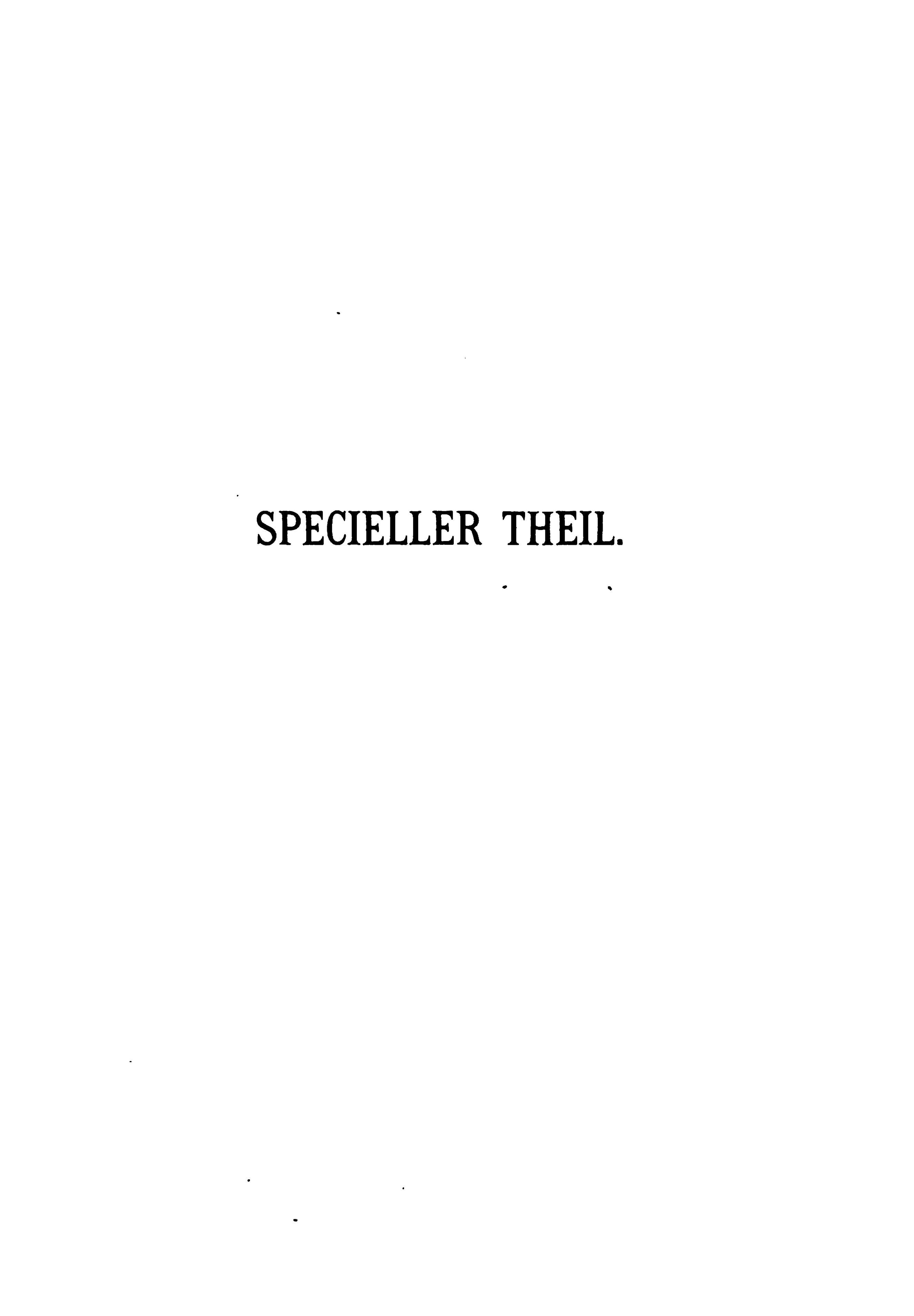
d. Vergleichende Gewebelehre:

Leydig, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankf. 1857.

e. Ontogenie.

Foster, M. and Balfour, F. M., The Elements of Embryology. London. Macmillau a. Co. P. i. 1874.
——, Dasselbe. Deutsche Ausgabe v. N. Kleinenberg. Leipzig 1876.
Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen u. der höheren Thiere. 2. Aufl. 1. Hälfte. Leipzig 1876.

Ausser diesen Werken ist auf zahlreiche Monographieen zu verweisen, sowie auf Abhandlungen und Aufsätze, welche die Schriften der Academieen und anderer gelehrten Gesellschaften, sowie die Zeitschriften für Naturgeschichte, für Zoologie und für Anatomie enthalten.



SPECIELLER THEIL.

Erster Abschnitt.

Protozoën.

Allgemeine Uebersicht.

§ 60.

Hieher zähle ich einige Abtheilungen jener Organismen, die durch die Einfachheit ihrer Organisation die niederste Stufe der Lebensform beurkunden. Der Mangel an differenzirten Organen für die hauptsächlichsten Verrichtungen erscheint als das wesentlichste Merkmal. Aus diesem negativen Charakter geht die Unzulänglichkeit der Abgrenzung dieser Abtheilung hervor, an der etwas gemeinsam »Typisches« weder in dem Verhalten des Körpers zu seinen Formelementen, noch in der Organisation erkannt werden kann. In dem Fehlen jeder geweblichen Differenzirung besteht Grund, die hieher gerechneten Organismen mit anderen, die man als niedere Pflanzen zu betrachten pflegt, als zwischen Thier- und Pflanzenreich stehende Lebensformen zu betrachten. Darauf stützt sich die Auffassung, sämmtliche niedere, weder den Thieren noch den Pflanzen zuzuzählenden Organismen zu einem Protistenreiche zu vereinigen. In Anerkennung dieser Auffassung könnte die Aufrechterhaltung einer Abtheilung der »Protozoën« unzulässig scheinen. Es ist aber die Kenntniss der im Protistenreiche waltenden Organisationszustände für das Verständniss der thierischen Organismen von so hohem Werthe, dass ein gänzliches Uebergehen der Protisten dem Zwecke dieses Buches wenig entspräche. Deshalb behielt ich die Abtheilung der Protozoën hier bei, und führe in ihr eine Anzahl von Formen auf, die geeignet sind von den einfachen Zuständen der Organisation und damit von dem geringen Grade der Sonderung ein Bild zu geben.

Ich schliesse dabei vor allem jene Formen aus, welche, auf der Stufe der Cytode stehen bleibend, keine Kerne besitzen. Die Ausbildung eines Kernes im sonst so einfachen Protoplasmaleib des Organismus bezeichnet jenem anderen Zustande gegenüber einen bedeutsamen Fortschritt, und verbietet die ihn aufweisenden Formen mit anderen ihn nicht besitzenden

zusammenzustellen, wie sehr auch sonst Uebereinstimmungen im Befunde des Protoplasma bestehen, und wenn auch nicht verkannt werden kann, dass in diesen Cytodenformen (Moneren) die Anfänge der höheren Zustände liegen. Diese Anfänge erscheinen sehr mannichfaltig, entsprechen einzelnen Abtheilungen ausgebildeter Formen, und machen es wahrscheinlich, dass die letzteren polyphyletischen Ursprungs sind.

Die von mir den Protozoën beigerechneten Protistengruppen sind die Rhizopoden, Gregarinen und Infusorien.

Die Rhizopoden zeigen den Protoplasmaleib nicht in constanter Abgrenzung; ihr Protoplasma sendet wechselnde Fortsätze aus. Sie lassen als niederste Abtheilung die Amöbiden erscheinen, deren Organismus der Stufe einer Zelle entspricht. Protoplasma mit einem Kerne bildet den Körper, der, in der Regel nackt, zeitweise mit einer Kapsel sich umgeben kann oder die Kapsel als persistentes an einer oder zwei Stellen offenes Gehäuse besitzt. Durch die Mündung des letzteren communicirt der Organismus mit der Aussenwelt, und kann von da aus selbst über das Gehäuse sich ausbreiten. Sind mehrfache Kerne vorhanden, so stellt der Organismus ein Syncytium vor. Als eine zweite Abtheilung erscheinen die Foraminiferen. Ein wahrscheinlich allen zukommender Kern lässt den Werth dieser Organismen gleichfalls einer Zelle gleich setzen. Aber die Bildung mit vielen Poren versehener Gehäuse, oft von beträchtlicher Complication, lässt eine höhere Tendenz erkennen. Eine kleine mehr der nächsten Abtheilung angeschlossene Gruppe sind die Heliozoën. Endlich erscheinen die Radiolarien durch den Besitz einer im Innern des Leibes befindlichen »Centralkapsel« von allen übrigen Rhizopoden verschieden. Die Centralkapsel führt eine Anzahl kernartiger Gebilde. Dadurch lassen sich die Radiolarien zwar zu Zellen in Beziehung bringen, allein ihr Körper kann nicht als eine Zelle gelten. Vielmehr scheint hier eine andere Differenzirungsrichtung eingeschlagen zu sein. Dazu kommt noch, dass bei einigen das extracapsulare Protoplasma zerstreute Zellen führt, die von Manchen als dem Organismus fremde Bildungen gedeutet wurden (gelbe Zellen). Die Entwickelung von Stützgebilden der mannichfachsten Art verleiht den Radiolarien ein eigenthümliches Gepräge. Diese Gerüste geben Anlass zur Unterscheidung einer grösseren Anzahl von Körperaxen.

Als zweite Abtheilung der Protozoën führe ich die Gregarinen auf. Eine äussere Abgrenzung des einen Kern umschliessenden, und damit auf der Stufe einer Zelle stehenden Körpers fehlt nur in den frühesten Jugendzuständen. Sie durchlaufen also den Zustand der Cytoden. Die ausgebildeten Organismen lassen eine vom inneren Protoplasma different gewordene Hülle unterscheiden und bieten sogar in der darunter liegenden Protoplasmaschichte noch Andeutungen höherer Differenzirungen dar. Bei manchen ist vom cylindrischen oder bandförmigen Körper ein vorderer Abschnitt durch eine Einschnürung getrennt.

Die dritte grosse Abtheilung repräsentiren die Infusorien, von denen ich die ihnen häufig zugetheilten Flagellaten ausschliesse. Der aus Protoplasma gebildete Körper ist durch Differenzirung einer Rindenschichte in bestimmter Gestalt abgegrenzt. Die Rindenschichte umschliesst indifferenteres Protoplasma, welches bei vielen in rotirender Bewegung zu treffen ist, und darin an die Protoplasmaströmung gewisser vegetabilischer Zellen erinnert. Ein sehr mannichfach gestalteter Kern ist zur Auffassung des Infusorienleibes als Aequivalent einer Zelle verwerthbar. Bei einigen kommen mehrere Kerne vor. Durch die in der Corticalschichte auftretende Sonderung von verschiedenen an Gewebe erinnernden Bildungen spricht sich eine höhere Potenzirung aus. Diese beeinträchtigt jedoch nicht die Auffassung der Infusorien soweit sie nur Einen Kern führen als einzelliger Organismen, wenn man die Zelle sich nicht mehr in ihrem indifferenten Zustande denkt. Neben dem Kerne findet sich bei manchen noch ein kleineres kernähnliches Gebilde, der Nucleolus. Die Infusorien zerfallen in Suctoria (Acineta) und Ciliata. Die ersteren bieten bestimmt angeordnete wenig bewegliche feine Fortsätze, die zur Nahrungsaufnahme dienen. Die Ciliaten zeichnen sich durch Wimperbesatz des Körpers aus. Nach der Art der Vertheilung dieser Cilien werden wieder Unterabtheilungen aufgestellt.

Literatur.

Rhizopoden: Auerbach, C., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII. — Dujardin in Ann. sc. I. III. IV. — Schultze, M., Ueber den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854. — Carpenter, W., Researches on the Foraminifera. Phil. Tr. 1856. 59. — Ders., Introduction to the study of the Foraminifera. London 1862. (R. S.) — Huxley, Th. H., Ueber Thalassicolla. Ann. nat. hist. 1851. — Muller, J., Abhandl. der Berliner Acad. 1858. — Häckel, E., Die Radiolarien. Eine Monographie. Berlin 1862. — Schulze, F. E., Rhizopodenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X—XII. — Hertwig, R., Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. Supplem. — Ders., Zur Histolog. der Radiolarien. Leipz. 1876.

Gregarinen: Stein, Ueber die Natur der Gregarinen. Arch. f. Anat. u. Phyl. 1848. — Kölliker, Beitr. z. Kenntniss niederer Thiere. Zeitschr. f. Zool. I. — Lieberkühn, Évolut. des Grégarines. Acad. Roy. de Belgique. Mém. dés Soc. étrangères. T. XXVI. Ed. van Beneden Rech. sur l'évolut. des Grégarines. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 2me Sér. T. XXXI. Sur la Struct. des Grég. ibid. T. XXXIII.

Infusorien: Ehrenberg, C. G., Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. — Dujardin, Hist. nat. des Infusoires. Paris 1841. — Stein, Fr., Die Infusionsthiere auf ihre Entwickelung untersucht. Leipzig 1854. — Ders., Der Organismus der Infusionsthiere. I. II. Leipzig 1859—66. — Claparède, E., et Lachmann, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Genève 1858—61. — Engelmann, Th. W., Zur Naturgeschichte der Infusionsthiere. Leipzig, Zeitschr. f. Zool. XI. — Morphol. Jahrb. Bd. I. — Häckel, Z. Morphol. d. Infusor. Jen. Zeitschr. VII. — Bütschli, Arch. f. mikr. Anat. — IX. Zeitschr. f. w. Zool. XXVIII. — Hertwig, R., Ueber Podophrya gemmipora. Morph. Jahrb. I.

§ 61.

Da der Körper der niedersten Organismen aus dem contractilen, in seinen Formzuständen sehr veränderlichen Protoplasma gebildet wird, so fehlt mit einer bestimmten Abgrenzung des Körpers auch jegliche Differenzirung eines Integumentes. Wir sehen den Körper der meisten nicht mit einer Hülle versehenen Protisten ebenso wie indifferente Zellen höherer Organismen die Umrisse wechseln; Fortsätze des Protoplasma dehnen sich bald da bald dorthin aus, und lassen den übrigen Körper nachfliessen. So bewegt sich der Körper mit stets wechselnder Oberfläche, an die jeder in dem einen Moment innen befindliche Substanzpartikel in dem andern Moment mit der Bildung eines Fortsatzes hervortreten kann. Die Fortsätze, Pseudopodien, erscheinen bald als breite lappenartige, durch wenig tiefe Buchten von einander getrennte Verlängerungen (vergl. Fig. 22), bald ergiessen sie sich als schmale, zuweilen keilförmige Strömchen, die nach der Peripherie zu mannichfach sich theilen, und damit verästelte Ausläufer vorstellen. Diese Zustände halten sich innerhalb einzelner Abtheilungen stets in bestimmten Formgrenzen, so dass die Pseudopodienform ein erstes Differentwerden eines bestimmten morphologischen Verhaltens des Protoplasma kundgibt. Die Pseudopodien charakterisiren die *Rhizopoden*, deren Protoplasma an allen gegen die unmittelbare Körperoberfläche gelangenden Stellen jene »Scheinfüsschen« aussenden kann (vergl. Fig. 23). Benachbarte Pseudopodien können in verschiedener Zahl an jeder Stelle unter einander verschmelzen (Fig. 23 x), oder auch netzartige Verbindungen vorstellen. Dieses Verhalten des Proto-

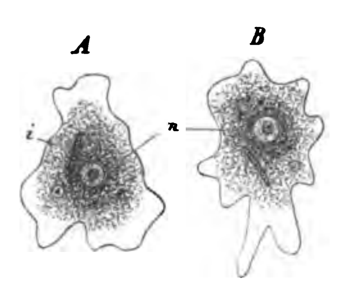


Fig. 22. Eine Amöbe in zwei verschiedenen Momenten ihrer Bewegung dargestellt. *n* Kern. *i* Aufgenommene Nahrung. Auch einige Vacuolen sind bemerkbar.

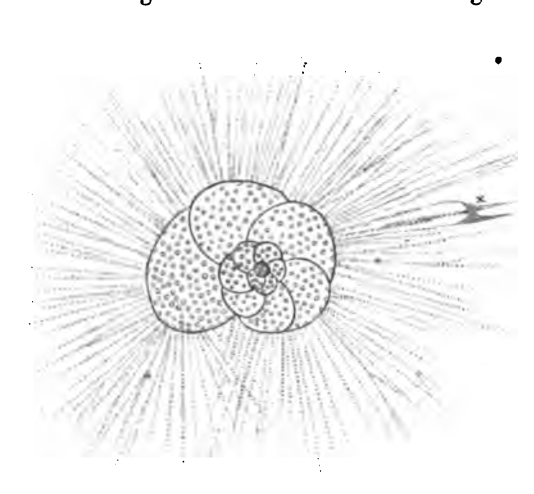


Fig. 23. Eine Foraminifere (Rotalia) mit ausgestreckten Pseudopodien, die aus den Poren der mehrkammerigen Schale hervortreten. Bei x ist das peripherische Zusammenfliessen mehrerer Pseudopodien dargestellt.

plasma wird durch im Innern zu Stande gekommene Differenzirungen (Skeletbildungen etc.) nicht alterirt. Es ist der Ausdruck eines peripherische Differenzirung entbehrenden Zustandes der niedersten lebenden Materie.

Durch Festerwerden der äussersten Körperschichte wird die allseitig auftretende Pseudopodienbildung beschränkt. Mit der chemisch-physikalischen Veränderung peripherischer Theile bildet sich ein Gegensatz zu dem übrigen indifferent bleibenden Protoplasma, welches zwar noch Beweglichkeit äussert, allein durch die festere Rindenschichte in ansehnlicheren Excursionen gehemmt wird. Dieser Zustand trifft sich bei den Gregarinen, wozu bereits bei manchen Amöben vorkommende Verhältnisse Uebergänge darbieten. Eine derbe, homogene, zuweilen eine zarte Schichtung besitzende Membran überzieht hier den ganzen, nur durch eine einzige Zelle gebildeten Körper. Sie geht unmittelbar in das weiche Protoplasma über, und erscheint als eine von demselben differenzirte Cuticula. Wie alle Cuticulae entbehrt sie der contractilen Eigenschaft, ist aber dehnbar, elastisch und vermag so den Contractionen und Expansionen des Protoplasma zu folgen.



Fig. 24. 1 Gregarinen aus dem Darmcanale von Opatrum sabulosum, woven a' den mit einem »rüsselartigen« Fortsatze versehenen jüngeren Zustand darstellt. a Vordertheil. b Hintertheil des Körpers. c Kern.

Ausser dieser Sonderung der Cuticularschichte besteht bei den Gregarinen noch eine von den innern Theilen gesonderte Rindenschichte, welche resistenter als das reichliche Körnchen enthaltende Protoplasma erscheint, und in ähnlicher Weise auch den Infusorien zukommt.

§ 62.

An die Sonderung des Körpers in eine äussere Rindenschichte und innere Parenchymsubstanz schliessen sich fernere Umbildungen der Rindenschichte. Von diesen sind erstlich die Wimperhaare anzuführen, die bei den Infusorien in allgemeiner Verbreitung vorhanden sind. Sie erscheinen als unmittelbare aber lebhaft bewegliche Verlängerungen des Integuments, die zuweilen mit einer Cuticula combinirt sind, und dann diese durchsetzen. Entweder besetzen sie nur beschränktere Körperstellen wie die sogenannte Mundöffnung, oder sie sind über grössere Strecken verbreitet, oder über den ganzen Körper, häufig sehr regelmässig, vertheilt. Nach der bestimmten Vertheilung und Anordnung dieser Wimperhaare hat man die Unterabtheilungen der Infusorien in Holotricha, Heterotricha, Hypotricha und Peritricha unterschieden. Dass diese Wim-

perhaare Differenzirungen des Protoplasma sind, geht aus jenen im Bereiche anderer Protistengruppen vorkommenden Fällen hervor, wo sie nur temporäre Gebilde vorstellen und nach Art der Pseudopodien wieder ins Protoplasma des übrigen Körpers eingezogen werden können.

Modificationen der Wimperhaare sind die Geisselfäden sowie die in der Nähe der Mundöffnung mancher Infusorien befindlichen undulirenden Membranen. In anderer Art modificirt erscheinen die Wimperhaare als starre nur an der Verbindung mit dem Körper bewegliche Gebilde (z. B. bei Stylonychia), zuweilen sogar in plattenartiger Verbreiterung.

Sowohl die Wimperhaare als die griffelförmigen Fortsätze dienen als Bewegungsorgane und lassen somit die Locomotion ans Integument geknüpft erscheinen, wie sie bei der Pseudopodienbildung mit der zeitweilig äusseren Körperschichte verbunden war.

Eine andere in der Haut mancher Infusorien (z. B. Paramaecium) beobachtete Bildung besteht in festeren, stäbchenartigen Bildungen (Trichocysten), die bei gewissen Einwirkungen einen feinen starren Faden hervortreten lassen. Diese Gebilde liegen in senkrechter Stellung zur Längsaxe des Körpers dicht nebeneinander in der Rindenschichte. Sie erinnern an die Nesselkapseln der Cölenteraten, ohne dass sie jenen gleich zu erachten wären, da sie nicht aus Zellen hervorgehen.

§ 63.

In der Rindenschichte des Leibes der Gregarinen und vieler Infusorien erscheinen muskelähnliche Bänder oder Fasern. Bei den Gregarinen sind diese Gebilde ringförmig oder auch spiralig angeordnet und bilden eine dicht unter der Cuticula gelegene Schichte, die nur eine kurze Strecke weit auf den vom Körper meist durch eine Einschnürung abgesetzten »Kopf« sich erstreckt, aber niemals in die Scheidewand übergeht, welche jenen Theil vom Körper trennt.

Unter den Infusorien sind diese contractilen Streifen vorzüglich bei den grösseren Arten einzelner Gattungen (Stentor, Prorodon, Spirostomum etc.) erkannt. Bei anderen werden sie vermisst. Sie verlaufen bald longitudinal, bald spiralig. Auch bei Vorticellinen kommen sie vor, und zwar in Spiraltouren gegen das in den Stiel übergehende Körperende zu. Dass diese Gebilde der Infusorien nicht die ausschliesslichen contractilen Apparate des Körpers bilden, wird durch jene Infusorien erwiesen, die bei dem Mangel dieser Streifen energische Contractionen des Körpers auszuführen im Stande sind. Dass sie aber in der That contractil sind, beweist Spirostomum, dessen Körpercontractionen nicht nach der Längsaxe des Körpers, sondern in der Richtung des mehrere Spiraltouren beschreibenden Streifenverlaufes stattfinden. In diese Reihe von Sonderungen aus dem Protoplasma gehört auch der im Innern des Stieles der

Vorticellinen verlaufende contractile Strang der bei Zoothamnium der Verästelung des Stockes gemäss verzweigt erscheint, indess er bei Carchesium jedem Individuum des Stockes gesondert zukommt. Obgleich diese Gebilde mit Muskelfasern übereinstimmende Erscheinungen bieten und physiologisch ihnen zur Seite gestellt werden dürfen, können sie doch morphologisch keineswegs jenen histiologischen Formelementen gleichgestellt werden, da weder Zellen noch deren Abkömmlinge an ihnen betheiligt sind. Es sind Differenzirungen aus dem Protoplasma des Organismus, wie sie in den Geweben der Metazoën durch Differenzirungen ganzer Summen von Formelementen zu Stande kommen. Der ganze contractile Apparat entspricht somit nur functionell einem Muskelsystem. Die einzelnen Bänder oder Streifen sind nur Analoga von Muskeln (Myophane).

§ 64.

Als Stützorgane des Körpers der Protozoën fungiren feste Gebilde, welche entweder als ein Gerüstwerk die weiche Körpersubstanz durchsetzen, oder als Schalen und Gehäuse den Körper überziehen. Letztere verhalten sich nach Maassgabe ihrer Ausdehnung und Resistenz auch als Schutzorgane. Alle hier einzureihenden Gebilde sind mittelbare oder unmittelbare Differenzirungen des Protoplasma, entweder an der Oberfläche des Leibes oder im Parenchym gebildet. Je vollständiger diese Abscheidungen als Gehäuse den Körper bedecken, desto mehr treten sie der freien Beweglichkeit entgegen, wenn nicht andere compensirende Einrichtungen vorkommen. Schalen und innere Gerüste treffen sich in grosser Verbreitung bei allen Abtheilungen niederer Organismen und zwar in einem sehr verschiedenen Grade der Complication, der zuweilen zu jener des Körpers in einem umgekehrten Verhältnisse steht.



Fig. 25. Durchschnitt einer Foraminiferenschale (Alveolina Quoii), an welcher die Anordnung der einzelnen Kammern zu einander sichtbar ist. (Nach W. Carpenter.)

Einfache, meist oval gestaltete, mit einer Oeffnung versehene Schalenbildungen finden sich bei einer Abtheilung der Amöben (Difflugia, Arcella). Die Schale ist bald weich, bald von grösserer Festigkeit, die auch durch Aufnahme von Fremdkörpern erhöht werden kann. Durch die Ausbreitung des Protoplasma über die Schale können diese zeitweise als innere sich darstellen. Complicirtere Formen entstehen bei den Foraminiferen, indem

sich an ein einfaches rundliches Gehäuse neue Abschnitte anbauen, die dann einzelne durch Oeffnungen unter einander verbundene und ebenso durch Poren nach aussen hin communizirende Kammern vorstellen, (s. Fig. 23, Fig. 25). Durch Kalk, seltener durch Kieselerde (Polymorphina, Nonionina), erhalten diese mehrkammerigen Schalen eine besondere Festigkeit und durch die Verschiedenheit der gegenseitigen Lagerung, der Ausdehnung und Verbindungsweise der Kammern entstehen mannichfaltige mit dem leichter gebauten inneren Gerüste der Radiolarien an Formenreichthum wetteifernde Bildungen.

Durch Anlagerung in einer geraden Linie entfalten sich stabförmige, oft knotig angeschwollene Gehäuse, deren einzelne als »Kammern« bezeichnete Abschnitte bald gleichgross, bald in verschiedener, von einem Ende gegen das andere hin zunehmender Grösse erscheinen (Nodosariden). Eine spiralige Anordnung der in einer oder in verschiedenen Ebenen gelagerten Kammern führt zu Bildungen, welche Nautilusschalen ähnlich sind (Fig. 23). Bedeutende Modificationen entstehen durch Ueberlagerungen der Spiraltouren, durch Streckung oder Verkürzung der Spiralaxe etc. Die planorbisartigen Gehäuse der Millioliden, bei denen stellenweise Einschnürungen die erste Spur einer Kammerbildung aufweisen, stellen den einfachsten Zustand dieser Formen vor. Ungleichartige Ansätze neuer Kammern heben die Spiralform äusserlich auf (Acervulinen), und lassen sie nur in den ersten Kammerbildungen erkennen. Gewöhnlich werden diese Gehäuse mit äusseren Schalenbildungen zusammengestellt. Nur für wenige jedoch erscheint dies passend. Ueberall da, wo die Scheidewände der sogenannten Kammern mehrfach durchbrochen sind, und zugleich Porencanäle die Schalen nach aussen durchsetzen, so dass also das Protoplasma der Pseudopodien äusserlich die Schale bedecken kann, erscheint die Schale vielmehr als ein inneres Gerüste. Wo die Scheidewände nur durch mehrere einzelne, weite Oeffnungen zwischen sich lassende Säulchen oder Lamellen repräsentirt werden (Fig. 25), und der Raum der Kammer selbst den mehrfachen Verbindungen zwischen zwei Kammern an Volum sogar nachsteht, und wo endlich alle benachbarten Kammerräume unter einander communiciren, und so das ganze »Gehäuse« von einem nach allen Richtungen communicirenden Hohlraumsysteme durchsetzt wird: da ist der Charakter einer äusseren Schale vollständig aufgegeben. Da also in allen Fällen das Protoplasma sich über die Aussenfläche der Schale zu ziehen vermag, ist die Schalenbildung der Foraminiferen als eine innere zu betrachten, und reiht sich darin den Gerüsten der Radiolarien an.

§ 65.

Als ein allen Radiolarien gemeinsames, wenn auch weniger in die Augen fallendes Stützorgan muss die »Centralkapsel« angeführt werden. Es ist ein in der Mitte des Körpers gelagertes, in sehr verschiedener Form

auftretendes, kapselartig geschlossenes Organ, welches aus einer chemisch dem Chitin nahe stehenden Membran gebildet wird. Sie umschliesst regelmässig ausser Fettkugeln und als Kerne gedeuteten Gebilden eine Quantität Protoplasma, welches wahrscheinlich durch feine Porencanäle mit dem extracapsulären Protoplasma zusammenhängt. Hiezu kommt noch bei den meisten Radiolarien ein gewöhnlich aus Kieselerde bestehendes Gerüste (es fehlt bei Thalassicolla, Thalassolampe und Collozoon), welches bei vollständiger Ausbildung die Centralkapsel (s. Fig. 26) bis zur Mitte durchsetzt. In diesem Fall sind es mehrere von einem gemeinsamen Mittelpunkte ausstrahlende Stacheln, die wieder unter sich durch concentrisch geordnetes vielartig durchbrochenes Gitterwerk verbunden sein können (vergl. Fig. 26). Bei einigen waltet die organische Grundlage des Gerüstes vor (Acanthometriden), und die Kieselerde tritt erst allmählich an die Stelle der organischen Substanz.

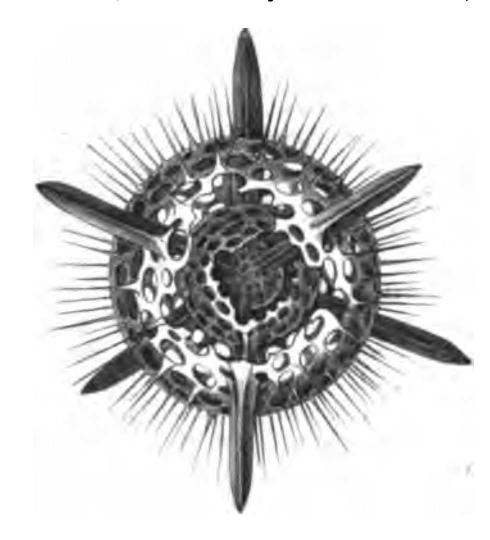


Fig. 26. Skelet eines Radiolars (Actinomma asteracanthion). Zwei concentrisch angeordnete durchlöcherte Schalen sind an einer Stelle durchbrochen dargestellt, um eine dritte sichtbar zu machen. (Nach E. Häckel.)

Einzelne zerstreute, nadelförmige, ausserhalb der Centralkapsel frei im Protoplasma liegende Kieselstücke, bilden die ersten Andeutungen dieses festen Skelets bei den Colliden und Polyzoën. Bei einzelnen gehen sie, ohne fest verbunden zu sein, in eine radiäre Anordnung über. Durch Verbindung der radialen Stacheln in einer gleichen Entfernung durch tangential verlaufende Stäbe entstehen kugelige, gitterförmig durchbrochene Gerüste. Durch mehr unregelmässige zwischen den Radiärstacheln liegende feinste Balkennetze kommen schwammförmige Gerüste zu Stande. Scheiben- und korbförmige Skelete sowie endlich solche in spiraliger Anordnung erhöhen den unendlichen Reichthum der Formen. So baut sich ein ausserordentlich complicirter Stützapparat auf, in welchem die weichen Körpertheile eingebettet sind, und für dessen einzelne Stücke das Protoplasma die Bildungsstätte abgibt.

§ 66.

Diesen inneren Stützapparaten der Rhizopoden gegenüber bilden die Gehäuse der Infusorien eine besondere Reihe von Einrichtungen dadurch,

dass sie nur Abscheidungen der Oberfläche des Leibes sind. Sie schliessen sich an die oben von den Arcellen erwähnten Gehäuse an. Die abscheidende Matrix ist hier ein anatomisch bestimmter Theil des Körpers. Darin braucht jedoch keineswegs ein höherer Zustand gesehen zu werden, vielmehr tritt in jenem Verhalten eine enge Verknüpfung mit dem niedersten Zustande, der Zellenmembranbildung, auf. Die Gehäusebildung der Infusorien findet sich vorzüglich bei festsitzenden Formen. Sie besteht in der Abscheidung einer anfänglich weichen, allmählich erhärtenden Substanz, die becher- oder urnenförmig den Thierkörper bis auf eine die Communication mit der Aussenwelt zulassende offene Stelle umgibt. Von der blossen Cuticularbildung, die bei grösserer Festigkeit der differenzirten Schichte zur Panzerbildung hinleitet, unterscheiden sich diese Gehäuse durch ihre Ablösung von dem grösseren Theile ihrer Matrixfläche. Die Genese ist jedoch für beide Gebilde dieselbe. Sie liegt auch der bei den Infusorien weit verbreiteten Cystenbildung zu Grunde, jenem Prozesse, durch welchen der Organismus sich zeitweilig nach aussen völlig abschliesst, und damit ungünstige Verhältnisse (Eintrocknen des Wassers u. s. w.) überdauert. Die unbeweglichen Stiele der Epistylis und die äussere Schichte der contractilen Stiele von Vorticellinen und Carchesinen müssen als solche cuticulare Differenzirungen gelten. Die Gehäuse sind bald weich, bald fester, membranös. Einige zeichnen sich durch Aufnahme von Fremdkörpern, verkittete Sandkörnchen etc. aus. Gehäuse besitzen die Gattungen Vaginicola, Tintinnus u. a. Bei Stentor kommen sie in einzelnen Fällen vor. Auch gitterförmig durchbrochene Schalen sind beobachtet (Dictyocyrta). Was die Panzerbildung betrifft, so geht dieselbe aus der glashellen festen Cuticula hervor bei Stylonychia, Euplotes, Aspidisca, Spirochona, Coleps u. a.

§ 67.

Organe zur Aufnahme und Veränderung der Nahrung fehlen den niedersten Organismen. Bei den parasitisch lebenden Gregarinen geschieht die Nahrungsaufnahme durch endosmotische Vorgänge von Seiten der Oberfläche und geformte Nahrungstheile gelangen nicht ins Innere des Körpers. Bei peripherisch nicht differenzirtem Körper dagegen besteht eine directe Nahrungsaufnahme, die an jeder Körperstelle vor sich gehen kann. So verhalten sich die Rhizopoden. Die Nahrungsstoffe werden hier von der weichen Körpersubstanz umflossen, oder von den Fortsätzen des Körpers, den Pseudopodien, umhüllt. Beiden Fällen liegt ein und dieselbe Erscheinung zu Grunde. Jede Stelle im Protoplasma kann durch Einschliessen und Ausziehen der Nahrungsstoffe als verdauende Cavität fungiren und an jeder benachbarten Stelle der Oberfläche können die unverdauten Substanzen wieder entfernt werden. — Auch bei Actinosphärium wird geformte Nahrung ins Innere des Körpers aufgenommen, die Pseudopodien sind hier jedoch nur

mittelbar thätig, indem sie die Beute an den Körper heranziehen und sie an beliebiger Stelle in das auseinander weichende Parenchym der Rindenschichte eintreten lassen (Fig. 27), von wo sie in die centrale Körpersubstanz gelangt. Im Vergleiche mit Anderen besteht hier das Eigenthümliche, dass der aufzunehmende Bissen nicht von ungeformtem Protoplasma der Pseudopodien umflossen wird, sondern direct in differenzirtere Leibestheile tritt.

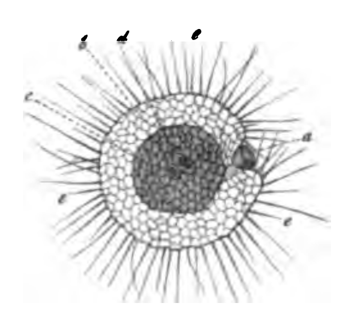


Fig. 27. *Actinosphärium*. *a* ein Bissen, der eben vom Thiere in die weiche Corticalschicht *b* eingedrückt als Nahrung aufgenommen wird. *c* centrales Körperparenchym. *d* einige in letzterem befindliche Nahrungsballen. *e* Pseudopodien der Corticalschicht.

Die Infusorien zeigen bestimmtere Einrichtungen. Die Art ihrer Nahrungsaufnahme ist zweifach verschieden. In dem einen bei den Suctoria (Acinetinen) gegebenen Falle fehlt eine Mundöffnung, und die strahligen die Hülle des Körpers durchsetzenden pseudopodienähnlichen Fortsätze (Fig. 30) wirken wie Saugrüssel. Unter napfartiger Verbreiterung ihres Endes legen sie sich an die in ihren Bereich gerathene Beute, die aus anderen Infusorien u. s. w. besteht, und lassen die Körpersubstanz derselben wie durch eine Röhre in continuirlichem Strome in ihren Körper überfliessen, wo sie in Form von Tröpfchen das Leibesparenchym erfüllt. Das Vorkommen ähnlicher Fortsätze bei den Embryonen anderer Infusorien lässt dieser Ernährungsform eine grössere Ausdehnung beimessen. In der anderen Form wird eine höhere Stufe repräsentirt; es bestehen bei den Ciliaten nicht nur bestimmt organisirte Stellen zur Aufnahme, sondern auch bestimmte Stellen zur Ausscheidung des Unbrauchbaren. Ein Darmrohr fehlt jedoch auch hier überall, und jene Differenzirungen beschränken sich auf die Rindenschichte des Körpers, so dass jenseits derselben die Nahrungsstoffe in weiches Parenchym, d. h. in den nicht differenzirten Protoplasma-Rest des Körpers gelangen, in welchem sie keine besonders umwandeten Wege mehr antreffen. Hier bilden sich für die Nahrungsballen temporäre Räume als verdauende Höhlen, deren häufig zu beobachtendes Zusammenfliessen während der Bewegung des Protoplasma ihre vorübergehende Existenz zu erkennen gibt. Es besteht also hier die Uebereinstimmung mit den Rhizopoden, dass ein Theil des Ernährungsapparates, nämlich die Stellen, an denen die Nahrung verdaut wird, der organologischen Differenzirung entbehrt.

Die mit einer Mundöffnung versehenen Ciliaten besitzen diese entweder in Form einer einfachen, oft nur während der Aufnahme eines Bissens wahrnehmbaren Spalte, oder sie zeigt sich nicht unmittelbar an der Oberfläche des Körpers, sondern im Grunde einer sehr verschieden gestalteten, zuweilen auch die Auswurfsöffnung aufnehmenden Vertiefung (Vorhof), deren Umgebung (Peristom), meist auch in der Form sich aus-

zeichnet. Vom Munde aus erstreckt sich häufig ein röhrenartiger Abschnitt als Schlund (Fig. 28 *b*) ins Körperparenchym, und von da aus beschreibt der aufgenommene Bissen seinen Weg innerhalb der weichen Substanz des letzteren.

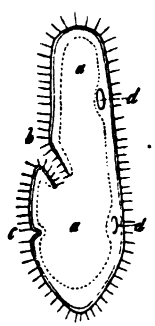


Fig. 28. Schematische Darstellung der verdauenden Cavität bei *Paramaecium*. *a* mit weichem Protoplasma gefüllter Leibesraum, in welchen die Nahrung aufgenommen wird. *b* Mundöffnung. *c* After. *d* contractile ohlräume. (Nach LACHMANN.)

Die Lage und Form der Mundöffnung ist ausserordentlich verschieden. In vielen Fällen ist sie nur während der Aufnahme von Nahrung wahrnehmbar (z. B. bei Amphileptus, Loxophyllum) und verschwindet sofort nach dem Eintritte des Bissens im Parenchym. An dem röhrenförmigen Schlunde trifft sich zuweilen ein Wimperbesatz (Paramaecium aurelia und bursaria), eine undulirende Membran (Bursaria flava), oder eine Auskleidung mit stabförmigen Zähnchen oder feinen Längsleisten. Stäbchenauskleidung des Schlundes besitzen Porodon, Chilodon, Nassula etc. in einer fischreusenförmigen Anordnung. Eine gleichmässige Verdickung der Schlundwand ist bei Ervilia und Liosiphon beobachtet.

Von einer Auswurfsöffnung ist allgemeines Vorkommen noch keineswegs ermittelt. Nur in wenigen Fällen stellt sie eine bleibend abgegrenzte Oeffnung vor, meistentheils ist sie nur während des Hervortretens unverdauter Nahrungsstoffe unterscheidbar. Diese »Afterstelle« findet sich in der Regel am hintern Körperende, doch im Ganzen vielfach wechselnd. Auch am vordern Körperende kann sie vorkommen, so liegt sie bei Stentor in der Nähe des Mundes und bei Vorticellinen und Ophrydien im Vorhofe. Im Ganzen genommen ist hier mehr die Localisirung einer Function als die Ausprägung eines Organs gegeben. An einer bestimmten Stelle treten die Auswurfstoffe durch die differenzirte Rindenschichte des Körpers, ohne dass diese Stellen besonders erkennbar wären.

§ 68.

Der äussersten Körperschichte kommt bei allen Protozoën eine respiratorische Bedeutung zu, da nur durch sie der Gasumtausch mit dem umgebenden Medium vermittelt wird. Bei der durch die Pseudopodien gegebenen Oberflächenvergrösserung des Körpers wird auch dieses Verhältniss mit in Betracht zu ziehen sein. Von Bedeutung für den Wasserwechsel sind die Wimperhaare der Infusorien.

Mit der bei vielen Protozoën bestehenden Wasseraufnahme ins Innere des Körpers treten bestimmtere, auf die Athmung beziehbare Einrichtungen auf. Im Innern des Protoplasma erscheinen Hohlräume, die mit einem Fluidum sich füllen und, nachdem sie das Maximum ihrer Ausdehnung erreicht, sich unter allmählicher Contraction wieder völlig entleeren,

so dass sie in diesem Zustande verschwunden scheinen. Diese Vacuolen sind ähnlich wie in den Zellen gewisser Gewebe theils unbeständiger Art, hin und wieder auftretend und verschwindend, theils erscheinen sie als constante Gebilde. Mit ihrem beständigen Vorkommen verknüpft sich eine Ausbildung ihrer Function, und die Folge der Expansionen und Contractionen ist häufig, der Systole und Diastole eines Herzens ähnlich, eine regelmässige, rhythmische. Solche contractile Blasen finden sich bei Amöben (Difflugia und Arcella) und in grosser Verbreitung bei den Infusorien. Sie werden gleichfalls als Vacuolen bezeichnet. Das in den Blasen sich sammelnde Fluidum stammt aus dem Körperparenchym, und wird bei der Contraction der Blase entweder dahin zurückgetrieben oder nach aussen entleert. Letzteres ist durch die Wahrnehmung feiner nach aussen gehender Communicationen wahrscheinlich geworden, es ist aber dabei auch die Aufnahme von Wasser durch denselben Weg nicht ganz abzusprechen.

Bei den Infusorien liegen die Blasen in der Rindenschichte (Fig. 28 *d d*) meist dicht unter der zarten Cuticula und zwar an constanten Stellen. Ist nur Eine contractile Blase vorhanden, so liegt sie entweder vorn oder hinten; bestehen zwei, so findet sich je eine nahe an einem Körperende. Durch eine grosse Anzahl kleiner Blasen ist Trachelius ovum ausgezeichnet. Besondere Membranen sind weder an der Wand der Blase noch der davon ausgehenden Canäle unterscheidbar. Wie die Blase so sind auch die Canäle nur während des Zustandes der Füllung erkennbar. Die Contractionen der Blase und der Canäle zeigen sich im Wechselspiel. Bei Paramaecium erweitern sich die Canäle mit dem Beginne der Systole der Blase, und rücken mit der sich verkleinernden Blase zusammen, so dass sie, wenn letztere auf dem Höhepunkte der Systole verschwunden ist, eine sternförmige Figur bilden. Mit der Füllung der Blase erscheinen die Canäle an ihr wie kleine Ausbuchtungen, und erst bei der vollen Diastole tritt an ihnen wieder ein gleichweites Lumen auf. Die bei P. aurelia auf 8—10 beschränkte Zahl der Canäle erhebt sich bei Bursaria flava auf 30 und bei Cyrtostomum leucas steigt sie noch höher. Der Verlauf der Canäle ist hier wellig gebogen und gegen das Ende erscheinen sie ramificirt. Durch Zusammenfliessen einzelner mit Wasser gefüllter Räume auf längeren Strecken bilden sich canalartige Züge, wie z. B. bei Stylonychia (St. mytilus), die auf bestimmten Wegen gegen die contractile Blase vorrücken und sich in sie entleeren. Daran schliessen sich die gleichfalls nur zeitweise aber doch auf grösseren Strecken sichtbaren Längscanalbildungen (Spirostomum ambiguum), so dass von dem ersten Auftreten eines anscheinend indifferenten Hohlraumes zu einem bestimmt gestalteten Systeme von Röhren eine continuirliche Reihe wahrzunehmen ist.

An die indifferenteren Vacuolenbildungen kann noch eine andere Einrichtung angeschlossen werden. Bei einer Vermehrung solcher im Protoplasma befindlichen Räume fliessen dieselben zusammen und lassen das Protoplasma in Gestalt eines Netzwerkes erscheinen, welches das

Innere des mit Flüssigkeit gefüllten Körpers durchzieht (Trachelius ovum). Diese Hohlraumbildungen sind dann von den pulsirenden Vacuolen völlig verschiedene Einrichtungen geworden, die mit jenen sogar gleichzeitig bestehen können.

§ 69.

Der niederen Organisationsstufe entsprechend finden sich bei den Protozoën noch keine Geschlechtsorgane vor, ja für die geschlechtliche Differenzirung selbst ergeben sich nur die ersten Spuren. Die Weisen der Fortpflanzung sind daher allgemein jene, die man ungeschlechtliche nennt, und unter denen Theilung und Sprossenbildung eine Hauptrolle spielen. Bei allen Vermehrungsarten scheint dem Kerne eine grosse Bedeutung zuzukommen.

Bei den Rhizopoden ist die Bildung von Keimen (Sporen) im Innern des Organismus beobachtet. Indem ein bald grösserer bald geringerer Theil des Protoplasma des Körpers hiezu verwendet wird, knüpft im ersteren Fall diese Vermehrung an die bei Protisten sehr verbreitete Art des Zerfalls des ganzen Körpers in eine Summe von Keimen an, und geht damit in die Vermehrung durch Theilung über. Bei den Radiolarien ist der Inhalt der Centralkapsel an der Fortpflanzung betheiligt. Die dort befindlichen Kerne umhüllen sich mit Protoplasma, und bilden geisseltragende Schwärmsporen.

Am genauesten sind die Fortpflanzungsverhältnisse der Gregarinen bekannt. In der Regel wird die Vermehrung durch die Concrescenz zweier Individuen eingeleitet, die meist sehr frühzeitig stattfindet, so dass die beiden, Einen Körper bildenden Individuen, deren eines mit seinem Vorderende dem Hinterende des anderen angefügt ist (vergl. Fig. 29), noch längere Zeit hindurch wachsen, oder die Verbindung erfolgt erst später an bereits ausgebildeten Formen. Darauf erfolgt ein von Encystirung begleiteter Ruhestand, wobei beide Individuen einen rundlichen mit einer Scheidewand versehenen Körper vorstellen. Nachdem dieses Septum geschwunden, löst sich die Körpersubstanz, auch der Kern, in eine formlose Masse auf, aus der allmählich zahlreiche Bläschen hervorgehen. In jedem der letzteren bildet sich eine Anzahl von Keimkörnern, wegen ihrer Gestalt als »Pseudonavicellen« bezeichnet. Diese füllen allmählich die ganze Cyste, und jeder der kleinen Körper lässt einen nur aus Protoplasma bestehenden kleinsten Organismus entstehen, der noch ohne Nucleus einer Cytode entspricht.

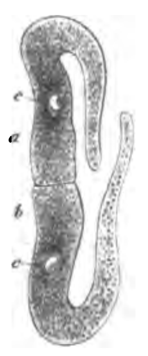


Fig. 29. *a*, *b* Zwei conjugirte Individuen von Gregarina Saenuridis. *c* deren Kern.

Jedes dieser sich amöbenartig bewegenden Gebilde differenzirt sich allmählich zu einer jungen Gregarine, nachdem sich im Innern ein Kern gesondert, und äusserlich eine Rindenschichte abgegrenzt hat.

Obgleich die Conjugation für die Einleitung der erwähnten Vorgänge noch keine exclusive Bedeutung besitzt, da auch einzelne Gregarinen jenen Fortpflanzungsprocess in derselben Weise eingehen können, so wird sie doch nichts weniger als gleichgültig sein. Sie deutet wenigstens für die Fälle, wo sie besteht, die Nothwendigkeit zweier Individuen an, welche für die Fortpflanzung die Voraussetzung bilden. Damit wird sie zu einer vorbereitenden Erscheinung für die geschlechtliche Differenzirung.

§ 70.

Auch in den Fortpflanzungsverhältnissen der Infusorien kommt der Conjugation eine Rolle zu, da sie die Vermehrung einleitet. Hiebei ist der Kern (Nucleus) von besonderer Wichtigkeit. Er (Fig. 30 *n*) ist ein festeres, zuweilen eine besondere Hülle besitzendes Gebilde von sehr verschiedener Gestalt, und liegt in der Rindensubstanz des Körpers, oder ist, wenn tiefer ins Innere gebettet, doch von einer Ausbreitung dieser Substanz umgeben. Er ist bald oval oder rund, oder erscheint bandförmig gebogen (Vorticellinen) oder auch sehr lang gestreckt mit regelmässigen Einschnürungen (Spirostomum). Minder genau bestimmt ist die Bedeutung des sogenannten Nucleolus, der vom Nucleus anscheinend nur durch geringere Grösse verschieden ist. Der Fortpflanzungsact wird in der Regel eingeleitet durch völlige oder theilweise Verschmelzung zweier Individuen, die bald von gleicher, bald von verschiedener Grösse sind und dadurch zur Verwechselung mit Theilungszuständen oder mit Knospenbildung Anlass gaben. Diese Concrescenz gibt die Anregung zu Veränderungen der bezüglichen Theile. Am Nucleus geht eine Theilung vor sich, welche denselben in eine bald grössere bald geringere Zahl von Stücken zerlegt, um die Protoplasma sich lagert. So bildet sich eine Anzahl sogenannter Keimkugeln oder Sporen, die meist noch innerhalb der Mutter zu jungen Individuen werden, und mit einem Wimperkleide versehen nach aussen gelangen.

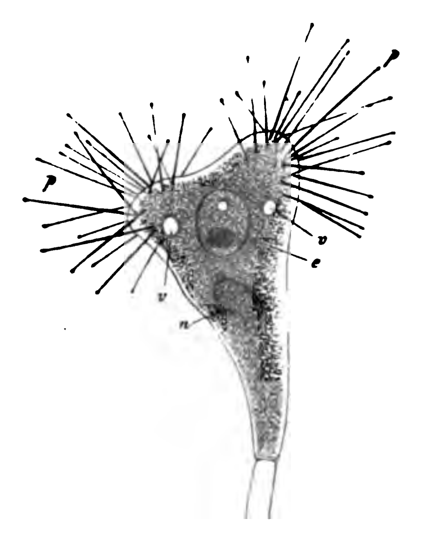


Fig. 30. Eine Acinete mit einem Theil des Stieles. *p* Pseudopodienähnliche aber starre Tentakel. *v* Vacuole. *n* Kern. *e* Ein bewimpertes Junges in der sogenannten Bruthöhle liegend.

In wiefern der Nucleolus an diesem Processe betheiligt ist, liegt noch nicht ausser aller Frage, und wenn bei einem Theile der Ciliaten jenem Gebilde die Rolle eines samenerzeugenden Organes zugetheilt ward, wogegen der Nucleus die Bedeutung eines Ovarium trüge, so bedürfen diese Angaben doch noch sehr der Bestätigung. Jedenfalls ist diese Differenzirung eines männlichen Apparates keine allgemeine Erscheinung, sondern ist nur auf einen engeren Kreis beschränkt. Wir treffen also nur den Nucleus in sicherer Function beim Geschäfte der Fortpflanzung thätig, und zwar in ganz ähnlicher Weise, wie es oben bei der Sporenbildung erwähnt ward, auch bei der Sprossung, wo wenigstens in vielen Fällen der Kern des Sprösslings durch eine vom Kerne der Mutter eingeleitete Sprossung entstanden beobachtet ist (Podophrya). Endlich besteht auch die Vermehrung durch Theilung in grosser Verbreitung, wenn auch mit diesem Process früher häufig die Conjugation zusammengeworfen ward.

Zweiter Abschnitt.

Cölenteraten (Zoophyta).

Allgemeine Uebersicht.

§ 71.

Mit dieser Abtheilung beginnen die als Metazoën und damit zweifellos als Thiere zu bestimmenden Organismen. Die Anlage des Körpers lässt zwei Zellschichten Ectoderm und Entoderm unterscheiden, welche bei manchen Spongien die einzigen bleiben, indess es bei manchen zu einer Mesodermbildung kommt. Diese ist bei den niederen Acalephen noch nicht vollendet, insofern das Mesoderm hier noch kein selbständiges Gewebe vorstellt, dagegen ist es bei allen höheren Acalephen entfaltet. Der wesentlichste Charakter der in dieser Abtheilung vereinigten Thiere besteht in dem Verhalten des Ernährungsapparates, einem in das Körperparenchym eingesenkten Hohlraum, der sich entweder canalartig vertheilt, oder in weitere Räume übergeht. Diese verdauende Cavität mit ihren Nebenräumen vom Entoderm ausgekleidet, repräsentirt in den niederen Formen die einzige Hohlraumbildung im Körper. Wo mehrere Individuen zu Colonien — Thierstöcken — vereinigt sind, ist das von der verdauenden Cavität ausgehende Canalsystem für alle gemeinsam, und setzt sich in die gemeinschaftliche Substanz des Thierstockes — das Cönenchym — fort. Am Körper ist entweder nur die Hauptaxe unterscheidbar, und Nebenaxen sind noch indifferent, oder es bestehen Nebenaxen die unter sich gleichwerthig erscheinen.

I. Spongiae.

Gastraeades[1]).

Haliphysema, Gastrophysema.

Porifera.

Myxospongiae.

Halisarca.

---

1) Die Gastraeaden repräsentiren bei den übrigen Spongien nur vorübergehend erscheinende Zustände.

Fibrospongiae.
Ceraspongiae.
Euspongia, Spongelia, Poterium.
Halichondriae.
Axinella, Spongilla.
Corticata.
Thetya.
Hyalospongiae.
Enplectella.
Calcispongiae.
Ascon, Leucon, Sycon.

II. Acalephae.

1. Hydromedusae.

Hydriformes.	Medusiformes.
Hydra; — Cordylophora; — Hydractinia; — Coryne, Syncoryne, Eudendrium; — Tubularia, Corymorpha; — Campanularia, Sertularia, Plumularia.	Sarsia, Bougainvillea, Lizzia, Oceania; — Eucope, Thaumantias; — Trachynema; — Aegina, Cunina; — Liriope, Geryonia, Aequorea.

Siphonophora.
Velella, Porpita; — Diphyes, Abyla; — Athorybia, Agalma, Physophora, Physalia.

2. Calycozoa.
Lucernaria.

3. Thecomedusae.
Stephanoscyphus.

4. Medusae (Discophora).
Charybdea, Pelagia, Aurelia, Rhizostoma, Cassiopeia.

5. Anthozoa.
Tetractinia.
Cereanthus, Cyathophyllum.
Hexactinia.
Antipathes, Fungia, Madrepora, Astraea, Oculina, Caryophyllia.
Octactinia (Alcyonaria).
Alcyonium, Pennatula, Virgularia, Veretillum, Renilla, Gorgonia, Isis, Corallium. Tubipora.

6. Ctenophora.
Beroë, Cydippe, Cestum, Eurhamphaea, Mnemia, Eucharis.

Literatur.

Spongien: Grant, R. E., Observ. on the struct. and funct. of Sponges. Edinb. New. phil. Journal. 1826. 1832. — Lieberkühn, Beitr. z. Entw. der Spongillen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1856. Zur Anat. d. Spongillen. ibid. — Derselbe, Z. Anat. d. Spongien. ibid. 1857. 1859. 1863. — Schultze, M., Die Hyalonemen. Bonn 1860. — Schmidt, O., Die Spongien des adriat. Meeres. Leipzig 1862. Supplement 1864. Zweites Supplement 1867. Drittes Supplement 1868. — Claus, Ueber Euplectella Aspergillum. Marb. u. Leipz. 1868. — Harting, P., Sur le genre Poterium. Natuurkund. Verhandelingen. P. II. St. 2. Utrecht 1870. — Häckel, Die Kalkschwämme, eine Monographie. 3 Bde. Berlin 1872. — Derselbe, Die

Physemarien. Jen. Zeitschr. Bd. X. — SCHULZE, F. E., Ueber Bau u. Entw. v. Sycandra raphanes. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XV. — Derselbe, Untersuch. über d. Bau u. d. Entw. der Spongien. (Halisarca.) ibid. Bd. XXVIII.

Acalephen: CAVOLINI, Memorie per servire alla Storia dei polipi marini. Napoli 1755. (Deutsch von Sprengel. Nürnberg 1813.) — ESCHSCHOLTZ, System der Acalephen. Berlin 1829. — LESSON, Zoophytes acalèphes. Paris 1843. (Suite à Buffon.) — SARS, Fauna littoralis Norvegiae I. 1846. — FREY u. LEUCKART, Beiträge zur näheren Kenntniss wirbelloser Thiere. Braunschweig 1847. — HUXLEY, On the anatomy and affinities of the family of the medusae. Phil. Tr. 1849. — AGASSIZ, L., Contributions to the nat. hist. of the Acalephae of N. Am. (Mem. of the Amer. Acad. of Arts and Sc. Cambridge 1850.) — Derselbe, Contrib. to the nat. hist. of the United States of North America. Vol. III. IV. 1860—62.

Hydromedusen: VAN BENEDEN, P., Mém. sur les Campanulaires de la côte d'Ostende. (Nouv. Mém. de l'Acad. royale de Bruxelles. T. XVII.) Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires (ibid.). — KÖLLIKER, Die Schwimmpolypen von Messina. Leipzig 1853. — LEUCKART, R., Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. Arch. f. Nat. 1854. — GEGENBAUR, Beitr. zur näheren Kenntniss der Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. V. — VOGT, C., Sur les Siphonophores de la mer de Nice. Mém. de l'inst. Genevois 1854. — CLAUS, Ueber Physophora hydrostatica. Zeitschr. für w. Zoolog. Bd. X. Neue Beobachtungen. ibid. Bd. XIII. — HÄCKEL, E., Zur Entwickelungsgesch. der Siphonophoren. Natuurkund. Verhandelingen. P. I. St. 6. Utrecht 1869. — HUXLEY, Oceanic Hydrozoa. London 1859. (R. S.) — FORBES, ED., A monograph of the british nakedeyed medusae. London 1848. (R. S.) — HÄCKEL, Die Familie der Rüsselquallen. Jenaische Zeitschrift. Bd. I. II. (Auch unter d. Titel: Beitr. zur Naturgesch. d. Hydromedusen. I. 1865.) — SCHULZE, F. E., Ueber den Bau u. die Entwickelung der Cordylophora lacustris. Leipzig 1871. — Derselbe, Ueber d. Bau v. Syncoryne etc. Leipzig 1873. — KLEINENBERG, N., Hydra. Leipzig 1872. — ALLMAN, G. J., Monograph of the Gymnoblastic or tubularian Hydroids. P. I. u. II. London 1871. 72. (R. S.) — Derselbe, On the structure and developp. of Myriothela. Philos. Transact. Vol. 165. —

Calycozoën: CLARK, H., Prodromus of the history etc. of the order Lucernaria. Journ. of Bost. Soc. of Nat. hist. 1863.

Thecomedusen: ALLMAN, G. J., On the structure and systemat. position of Stephanoscyphus mirabilis. Transact. Linn. Soc. Sec. Ser. Vol. I. zool.

Discophoren: EHRENBERG, Ueber Acalephen des rothen Meeres u. d. Organismus der Medusen der Ostsee. Abhandl. d. Berl. Acad. 1835. — MILNE-EDWARDS, Ann. sc. nat. III. XVI. — WAGNER, R., Ueber den Bau der Pelagia noctiluca und über die Organisation der Medusen. Leipzig 1841. — HÄCKEL, E., Ueber die Crambessiden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XIX. — BRANDT, A., Ueber Rhizostoma Cuvieri. Mém. Acad. imp. des Sc. de St. Pétersb. VII. Ser. T. XVI. — GRENACHER, H. u. NOLC, F. C., Beitr. z. Anatomie u. Systematik der Rhizostomeen. Abh. d. Senckenb. Gesellsch. Bd. X.

Anthozoën: EHRENBERG, Die Corallenthiere des rothen Meeres. (Abh. d. Berl. Acad. 1832.) — HOLLARD, Monographie anatomique du genre actinia. Ann. sc. n. III. XV. — HAIME, J., Mém. sur le genre Cereanthus. Ann. sc. n. IV. I. — LACAZE-DUTHIERS, Hist. nat. du corail. Paris 1864. — Derselbe, Mémoires sur les Antipathaires. Ann. sc. nat. V. II. IV. Développement des Coralliaires. Archives de Zoolog. exp. Vol. I. II. — KÖLLIKER, Die Pennatuliden. Abh. d. Senckenb. Gesellsch. Bd. VII. — EISEN, G., Bidr. tid kännedomen om Renilla. Kongl. Svensk. Vet. Handl. Bd. XIII. — v. KOCH, G., Anat. d. Orgelcoralle. Jena 1874. — MOSELEY, H. N., On the structure and relations of the Alcyonarian Heliopora caerulea etc. Phil. Transact. Vol. 166. I.

Ctenophoren: WILL, Horae tergestinae. Leipzig 1844. — MILNE-EDWARDS, Ann. sc. nat. Ser. IV. vol. VII. — KOWALEVSKY, A., Entw. des Rippenquallen. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersb. VII. Ser. Tom. X. — FOL, H., Beitr. z. anatom. Entwickl. einiger Rippenquallen. Berlin 1869. — EIMER, Th., Zoologische Studien auf Capri I. Ueber Beroe ovatus. 1873.

Körperform.

§ 72.

Die Körperform der Cölenteraten bietet nur in den niedersten Zuständen der dieselben zusammensetzenden beiden grossen Abtheilungen übereinstimmende Verhältnisse dar, in jenem Stadium nämlich, welches oben (S. 37) nach der Bildung der Darmhöhle als »Gastrula« bezeichnet ward. Diese Form repräsentirt einen Larvenzustand, bei dem ein Wimperkleid als Bewegungsapparat fungirt, und der wohl als gemeinsame Grundform der beiden Hauptabtheilungen der Zoophyten wird gelten dürfen. Für diese Form ist nur eine Axe, die Hauptaxe unterscheidbar, welche vom oralen zum aboralen Pole sich erstreckt. Nebenaxen sind indifferent, da alle senkrecht durch die Hauptaxe gezogen in beliebigen Winkeln sich kreuzenden Queraxen einander völlig gleichwerthig sind. Dieser Zustand erhält sich bei den Spongien und geht bei den Acalephen in einen durch Differenzirung von Queraxen charakterisirten Befund über.

Unter den Spongien erlangt die Gastrula mit der am aboralen Pole erfolgenden Anheftung ihre definitiven Verhältnisse in der einfachsten Form bei den Physemarien, sowie als Olynthus unter den Asconen. Auch bei anderen Kalkschwämmen finden sich jene einfacheren Körperformen noch vor, wenn auch in den inneren Verhältnissen bedeutendere Umgestaltungen Platz griffen.

Die mächtigsten Veränderungen der Körperform gehen aus der Stockbildung hervor. Durch Sprossung oder auch durch unvollständige Theilung entstehen die mannichfaltigsten Colonien (Cormi), deren Einzelthiere (Personen) auf die verschiedenste Weise unter einander verbunden sind, und ebenso verschiedenartig wieder theilweise oder vollständig mit einander verschmelzen können. Im letzteren Falle gewinnen solche Stöcke nicht selten den Anschein von Einzelthieren, und in dem Maasse als die äussere Form sich vereinfacht, wird die innere Organisation complicirt. Von nicht geringerem Einflusse auf die äussere Gestaltung als diese Concrescenz ist die Umbildung der Mundöffnungen der Colonie, die gruppenweise oder auch sämmtlich sich vereinigen können, oder auch vollständig verschwinden.

Der grosse, durch diese nur in der Kürze angedeuteten Verhältnisse bedingte Formenreichthum dieser Abtheilung empfängt noch neue Momente der Modification in zahlreichen Anpassungen topischer Natur, und nirgends im Thierreiche erscheint die Körperform in so vollem Flusse als bei den Spongien, so dass selbst die Unterscheidung der grösseren Abtheilungen, geschweige denn die der Arten von daher unmöglich wird.

§ 73.

Für die Acalephen bildet der aus der Gastraeaform hervorgehende Körper in fast allen Abtheilungen einen festsitzenden Zustand aus, mit dessen Beginn die entstehende Magenhöhle den Organismus in wesentlich demselben einfachen Verhalten erscheinen lässt wie wir ihn bei dem entsprechenden Stadium der Spongien antrafen. An dem die Magenhöhle bergenden Vordertheile des Leibes entstehen Fortsätze, Tentakel, welche die erste Andeutung einer Differenzirung von Nebenaxen darbieten, und damit leitet sich die schärfere Sonderung von den Spongien ein.

Unter den Hydromedusen bilden die Hydroïden, oder Hydroïdpolypen (Hydriformes), die niedrigste Stufe. Bei vielen stehen die Tentakel unregelmässig an dem den Magen umschliessenden Körpertheile (Coryne, Syncoryne, Cordylophora), oder die Tentakelzahl ist eine unbestimmte selbst wenn diese Gebilde nur auf bestimmte Zonen des Leibes beschränkt sind, und am vorderen Körpertheil die Mundöffnung im Kranze umgeben (Hydractinia, Eudendrium, Campanularia). Die wechselnde Zahl der Tentakel verbietet auch hier noch die Annahme bestimmt differenzirter Nebenaxen. Nur bei einzelnen sind sie in der Tentakelstellung bestimmter ausgesprochen (Stauridium).

Durch die Ausdehnung des aboralen Körperendes in einen stielartig den tentakelbesetzten freien Körpertheil tragenden Abschnitt, erscheint der letztere in grösserer Selbständigkeit von dem übrigen einen Stiel vorstellenden Körper, und wird als »Köpfchen« oder als »Hydranth« unterschieden.

Durch Sprossung entstehen aus dem Einzelthiere Thierstöcke (Cormi). Die Sprossung kann entweder an jedem Theile der Körperoberfläche erfolgen (Hydra) und mit Ablösung des Sprösslings endigen, oder sie findet nur an dem stielartigen Körpertheile statt. Bilden sich von dessen Basaltheil her Ausläufer, welche festgeheftet von Stelle zu Stelle neue Thiere emportreten lassen, so gehen daraus die kriechenden Cormi der Syncorynen, Hydractinien u. s. w. hervor. Geht die Sprossung vom freien Theile des Stieles aus, so werden frei verzweigte Stöcke gebildet, welche in den mannichfaltigsten Complicationen auftreten (Eudendrium, Campanularia) und sogar eine regelmässige Art der Verzweigung eingehen (Sertularia, Plumularia).

Die Stockbildung ist fast beständig von der Bildung eines röhrenförmigen Gehäuses begleitet, welches als eine Abscheidung der Körperoberfläche dem gemeinsamen Stamme sowohl, wie dessen Verzweigungen als Stütze dient, und in verschiedenem Grade auch auf die Personen des Stockes fortgesetzt ist.

§ 74.

Der Sprossungsprocess der Hydroïdpolypen liefert ausser der Vergrösserung des Stockes durch neugebildete gleichartige Individuen (Per-

sonen) noch Bildungen andrer Art, deren differenzirteste Formen sich zu Medusen entwickeln.

Der Körper dieser Sprösslinge ist glocken- oder scheibenförmig gestaltet (Fig. 32, *m.*) und lässt sowohl in seiner inneren Organisation wie durch die am Rande der Glocke oder Scheibe entspringenden Tentakel neben der Hauptaxe meist zwei sich rechtwinkelig kreuzende Nebenaxen unterscheiden, die sich völlig gleichwerthig sind. In dieser Organisation spricht sich eine höhere Stufe aus, als in jener der Hydroïdpolypen zur Entfaltung gelangte. Die Thiere bewegen sich durch Contractionen der Glocke, deren Rand sich in eine gleichfalls contractile Membran, das Velum, fortsetzt. Diese Medusengemmen sind stets die Träger der Fortpflanzungsorgane, aus ihren Eiern entstehen wieder Hydroïdpolypen. (Generationswechsel!)



Fig. 31. *Syncoryne*, mit einer Anzahl daran knospender Medusen auf verschiedenen Stufen (*a*—*e*) der Entwickelung. (Nach Desor.)

Während die einen Sprossung freiwerdender Medusen (Fig. 31, *a*—*e*; Fig. 32, *a*—*e*) auszeichnet, kommt es bei anderen Hydroïdpolypen nur zur Anlage einer Medusengemme, deren Organisation nicht ganz jene hohe, das Freiwerden bedingende Stufe erreicht, und demgemäss mit dem Stocke verbunden bleibt. Die gesetzliche Entwickelung bleibt jedoch auch hier nicht aus, und diese rudimentären Medusen stellen »Geschlechtsknospen« (Gonophoren) vor, deren Producte sich in ihnen in denselben Beziehungen wie jene der freien Medusen entwickeln.

Daran schliessen sich noch einfachere Knospenformen an, die sich endlich bis zu solchen verfolgen lassen, deren Bau kaum etwas mit einer Meduse gemein hat. Die bis hieher führende Reihe ist durch zahlreiche Vermittlungsformen vollständig, so dass äussere, blos Geschlechtsproducte enthaltende Knospen, und relativ hoch organisirte Medusen, die erst längere Zeit nach der Ablösung vom Hydroïdenstocke sich sexuell entwickeln, als zusammengehörige Formen, Endpunkte einer Reihe, gelten müssen.

Diese Erscheinung wird durch die Annahme einer Arbeitstheilung erklärt, bei der die Function der Ernährung des Stockes den sessil bleibenden Individuen zufällt, indess andere sich ablösende die Besorgung der sexuellen Vermehrung übernehmen. Die als freiwerdende Knospen auftretenden erlangen eine höhere Organisation, die wohl aus der niederen, ursprünglich mit den sessil bleibenden übereinstimmenden allmählich sich hervorbildete. Die Ablösung vom Stocke dürfte demnach für jene sexuellen Individuen als das erste, ihre Differenzirung in der medusoïden Richtung bedingende Moment gelten, gleichwie das Sitzenbleiben der me-

dusoïden Gemmen in den andern Fällen von einer Rückbildung jener medusoïden Organisation begleitet ist. Wenn aber diese Organisation, wie wir oben annahmen, durch ein ursprüngliches Freiwerden erlangt ward, so würden die medusoïden Gemmen nicht etwa als in der Ausbildung stehen gebliebene, sondern vielmehr in der Rückbildung begriffene Medusengemmen zu beurtheilen sein. Eine sichere Entscheidung darüber ist deshalb nicht möglich, weil die einzelnen Stadien der Rückbildung mit denen der Ausbildung völlig ähnlich sein können, und regressive Metamorphosen nicht direct beobachtet sind.

Die Sprossung der Generations-Individuen, als welche die medusiformen Gemmen mit ihren Modificationen zu betrachten sind, findet sich an verschiedenen Localitäten. Da die Stockbildung ein secundärer Vorgang ist, wird die Sprossung am Leibe des Einzelthiers die ursprüngliche sein. Daselbst trifft sie sich auch in allen Abtheilungen der Hydroïdpolypen. Ueber den Kopf zerstreute Gemmen bieten die Coryneenstöcke. Häufig sitzen die Knospen zwischen den Tentakeln. Nach innen vom Tentakelkranze finden sie sich bei Pennaria. An derselben Stelle bei den Tubularien, wo sie immer zu mehreren auf gemeinsamem Stiele sitzen, zuweilen ansehnliche, trauben- oder ährenförmige Gruppen bildend. Die Knospung am Hydroïdenkörper ist in vielen Fällen von einer Rückbildung des letzteren begleitet. So bei manchen Campanularien, Hydractinien u. a. Das proliferirende Individuum gibt seine Betheiligung an der Ernährung des Stockes auf, was sich in einer Verkümmerung der Tentakel wie der Magenhöhle äussert. Der Thierstock wird dadurch aus nutritorischen und proliferirenden Personen zusammengesetzt, von denen letztere wieder die Gemmen als Geschlechts-Personen tragen. So entsteht an diesen Stöcken ein Dimorphismus der Personen, welcher dadurch in einen Polymorphismus übergeht, dass bei manchen (Hydractinien) eine Anzahl der nutritorischen Personen noch weitere Veränderungen erfährt.



Fig. 32. Theil eines Stockes eines Hydroïdpolypen (Eudendrium ramosum) mit sprossenden Medusen. *p, p, p* nutritorische Personen. *a, b, c, d, e, f* verschiedene Differenzirungszustände der sprossenden Medusen. *m m'* freie Medusen in verschiedenen Stellungen.

Die proliferirenden Personen eines Stockes lassen verschiedene Grade

ihrer Rückbildung wahrnehmen. Im äussersten Falle bleibt nach Entwickelung der Gemmen nur noch ein Rest des sie tragenden Individuums übrig (manche Campanularien). Die vollständige Rückbildung der proliferirenden Person lässt die Gemmen ohne eine Beziehung zu einer Hydroïdenperson von irgend einem Theile des gemeinsamen Stockes entspringen.

In den höheren Abtheilungen der Medusiformen sind die Beziehungen zu Hydroïden aufgegeben. Wenn auch die Fortpflanzung manche bedeutende Complicationen zeigt (s. unten Geschlechtsorgane), so ist doch, soweit bis jetzt bekannt, eine Rückkehr zur Hydroïdenform für die Trachynemiden, Aeginiden, wie Geryoniden ausgeschlossen und es bleibt sogar zweifelhaft ob eine solche Beziehung bestand.

§ 75.

Die bei den Hydroïdpolypen wesentlich auf die nutritorische und generative Function beschränkte Arbeitstheilung der zu einem Thierstocke vereinigten Personen ist bei den Siphonophoren auf eine grössere Reihe von Verrichtungen ausgedehnt, und hat demgemäss eine bedeutendere Mannichfaltigkeit der Gestaltung der Bestandtheile des Thierstocks zur Folge. Die Arbeitstheilung bedingt so einen Polymorphismus der Personen. Diese folgen sämmtlich dem medusiformen Typus, der wieder in verschiedenem Maasse entfaltet ist. In den Fällen seiner deutlichen Ausbildung waltet die bei den Medusengemmen der Hydroïdpolypen herrschende Grundform vor, woraus sich eine gemeinsame Abstammung beider Abtheilungen ableitet. Die Siphonophoren erscheinen so als schwimmende Hydroïdenstöcke, deren Personen sämmtlich die bei den Hydroïdpolypen nur von den generativen Personen vollzogene Umwandlung in die Medusenform eingingen. Die einzelnen Personen des Siphonophorenstockes sprossen an einem gemeinschaftlichen contractilen Stamme, der bei den meisten die Axe des Stockes vorstellt, um welche die als Organe für den Gesammtstock fungirenden Personen angeordnet erscheinen. Diese sind:

1. Locomotorische Personen (Schwimmglocken), welche am vollständigsten den Medusentypus zeigen, zu zweien (Diphyiden) oder in grösserer Anzahl zu einer Schwimmsäule vereinigt (Physophoriden) das eine Ende des Stammes besetzend (Fig. 33 *A. C. m. D.*), welches dadurch bei der Locomotion vorangeht und zum vorderen wird.

2. Nutritorische Personen finden sich am zweiten Abschnitte des Stammes in Gestalt von Magenröhren (Magen, Saugröhren) angebracht (*B. C. n*). Ein Theil von ihnen gelangt in einzelnen Fällen nicht zur Ausbildung, und stellt dann terminal geschlossene als »Taster« fungirende Schläuche vor.

3. Protective Personen (Deckstücke) lassen häufig noch den Medusentypus deutlich, in andern Fällen sehr wenig deutlich wahr-

nehmen, und erscheinen als hyaline, blattförmig gestaltete Stücke, unter deren Schutz die sub 2. und 4. 5. aufgeführten Personen angebracht sind.

4. Tentakuläre Personen bilden einfache oder in verzweigten Büscheln angeordnete, bedeutend verlängerbare Fäden (Senkfäden),

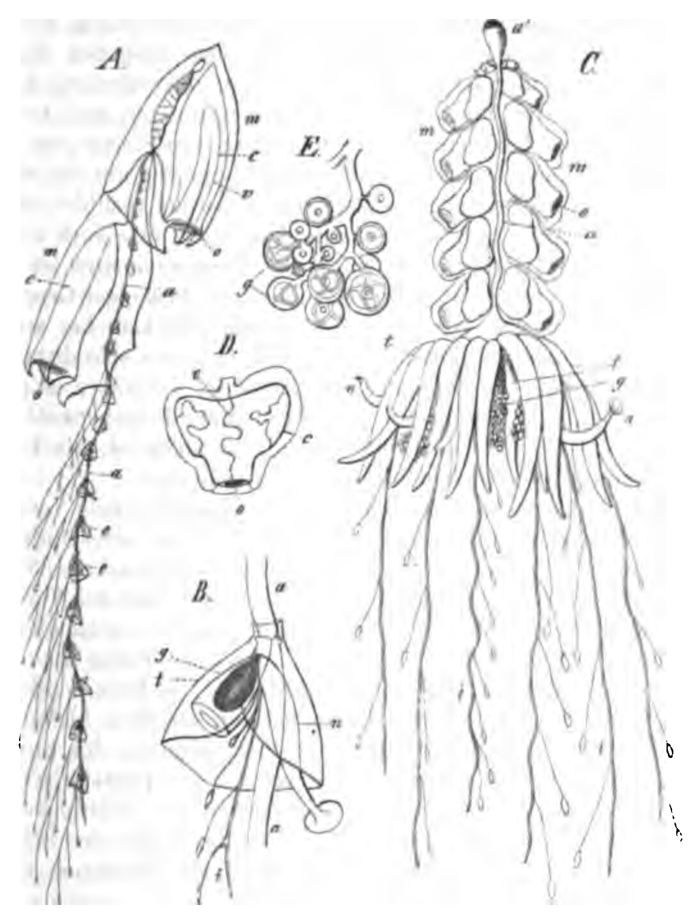


Fig. 33. Einige Siphonophorenstöcke. *A Diphyes campanulata.* *B* Eine Gruppe von Anhangsgebilden vom Stamme derselben *Diphyes.* *C Physophora hydrostatica.* *D* Einzelnes Schwimmstück derselben. *E* Weibliche Geschlechtstraube von *Agalma Sarsii.* *a* Stamm oder Axe der Colonie. *a'* Luftblase. *m* Schwimmstücke. *c* Höhle in denselben, von einer contractilen Membran ausgekleidet. *v* Canäle in der Wand der Schwimmstückhöhle. *o* Oeffnung des Schwimmstücks. *t* Deckstücke (bei *C* durch Taster vorgestellt). *n* Magen. *i* Senkfäden. *g* Geschlechtsorgane.

welche terminal mit eigenthümlichen Nesselorganen (Nesselbatterieen) ausgestattet sind. Die ursprüngliche Medusenform ist nur bei wenigen dieser Gebilde in Spuren erkennbar.

5. Generative Personen bieten wie bei den Hydroïdpolypen mannichfaltige Ausbildungszustände. Obschon sie nur in seltenen Fällen

zu freiwerdenden Medusen sich umgestalten (Velella — Chrysomitra), so ist doch der medusiforme Typus an ihnen sehr allgemein ausgeprägt. Meist sind sie, ähnlich wie bei den Tubularien, in traubenförmiger Gruppirung zu treffen.

Die Anordnung dieser sehr divergent differenzirten Personen des Siphonophorenstockes wechselt in den einzelnen Abtheilungen, sowie auch die locomotorischen wie die protectiven Personen manchen Gattungen fehlen. Im Allgemeinen ist in der Anordnung und Vertheilung der polymorphen Personen des Stockes innerhalb der Gattungen und Arten eine grosse Constanz zu beobachten; die Sprossung vom Stocke geht nur an einer Seite derselben vor sich, die allseitige Gruppirung um den Stock erfolgt durch spiralige Drehung des letzteren. Daraus resultirt die zwei- oder mehrzeilige Anordnung der Schwimmglocken, sowie auch die Gruppirung der übrigen Gebilde. Nutritorische, generative und tentakuläre Individuen sind meist in Gruppen beisammen, so dass einer Gruppe derselben je eine protective Person in Gestalt eines Deckstückes zukommt. Während bei den meisten Physophoriden diese Gruppen sehr dicht stehen, finden sie sich bei den Diphyiden in grösseren Distanzen angebracht (Fig. 33. *A. B.*), jede Gruppe aus einer bestimmten Personenzahl zusammengesetzt, die bei manchen vom Stocke sich ablösend, als Eudoxien bekannt, eine individuelle Bedeutung erlangen können.

Das durch die locomotorischen Personen ausgezeichnete Vorderende des Stammes empfängt in manchen Abtheilungen eine selbständige Ausbildung durch die Entwickelung eines luftführenden Sackes. Dieser fungirt als ein hydrostatischer Apparat, und lässt das Vorderende während der Ruhe des Stockes stets aufwärts gerichtet erscheinen (Physophoriden) (*C. a'*). Er besitzt eine verschliessbare Oeffnung nach aussen, durch die ein Entweichen der Luft beobachtet ist. Die bedeutendere Ausbildung dieser bei den meisten Physophoriden ziemlich kleinen Blase scheint eine Rückbildung der locomotorischen Gemmen des Stockes zu bedingen und ergibt sich damit als eine Art von compensatorischer Einrichtung, durch die jedoch das Maass der Freiheit der activen Bewegung des Stockes eine Beschränkung erfährt. An die Stelle der Schwimmbewegung tritt ein Treiben im Wasser. Die locomotorischen Personen fehlen z. B. bei Rhizophysa, bei der der Luftsack vergrössert ist. Durch eine ansehnliche Ausdehnung zu einem weiten Raume nimmt der Luftsack den grössten Theil des Stammes ein, und bildet den voluminösesten Theil der Colonie, deren Einzelstücke als einer Seite der Blase ansitzende Anhänge sich darstellen. Dieses bei den Physalien ausgebildete Verhalten wird von einer Verkürzung des Stammes begleitet. Ein anderer Zustand ist bei den Velelliden gegeben, deren Luftsack zum stark verkürzten Stamme eine terminale Lage einnimmt, und sich unter flächenhafter Ausdehnung zu einer Scheibe verbreitert, deren knorpelartige, derbe Wandungen durch Scheidewandbildung den Binnenraum in zahlreiche Kammern theilen. Im ersten Bildungszustande stellt der Luftbehälter auch

hier einen einfachen Sack vor. Bei Porpita bleibt die Scheibe platt kreisförmig, bei Velella erhebt sie sich in einen schräg gestellten dünnen Kamm, in welchen die Lufträume der Platte sich nicht fortsetzen. Die concentrisch gelagerten Kammerräume des Luftbehälters stehen bei Velella unter sich durch Oeffnungen in Verbindung. Nach aussen communiciren sie durch eine Anzahl an der Oberfläche gelagerter Löcher. Bei Porpita gehen von der untern Fläche des Luftbehälters noch feine luftführende Canäle ab, welche verästelt in den die Ernährungsindividuen tragenden Theil des Stammes eindringen.

§ 76.

An die Hydroiformes schliessen sich die Thecomedusen an, polypenförmige mit Gehäusen versehene Cölenteraten, deren Organisation jedoch jener der Medusen entspricht. Sie vermitteln einen Uebergang zu diesen, indem sie Formen repräsentiren, welche den Larven der Discophoren nahe stehen. Diese Larvenform (Scyphostoma) erscheint auf einer höhern Organisationsstufe als die Mehrzahl der Hydroïdpolypen, und bietet nur mit einigen derselben (Corymorpha) Anknüpfungspunkte. Sie entwickelt sich ebenso wie bei den Hydroïdpolypen aus einer erst freien dann sich festsetzenden Planula (Fig. 34. 1, 2). Die Grundform des Körpers stimmt jedoch nicht blos mit manchen Hydroïdpolypen, sondern auch mit dem Medusenzustande derselben darin überein, dass zwei gleichwerthige Nebenaxen die Hauptaxe kreuzen. Die Organe sind in der Vierzahl angeordnet, lassen somit vier Antimeren am Körper unterscheiden. Aus dieser Polypenform entstehen die Medusen wiederum durch Sprossung, die aber nicht wie bei den Hydroïden eine laterale, sondern eine terminale ist. Der den Mund tragende Endabschnitt der Scyphostoma beginnt allmählich vom übrigen Körper sich abzuschnüren (Fig. 34. 4.). Indem der Körper dabei fortwächst, werden gegen den aboralen Pol zu immer neue Abschnitte metamerenartig gesondert (Strobila Fig. 34. 5.), die sämmtlich medusenähnlich sich ausbilden. Der Polypenleib wird dadurch in eine oft bedeutende

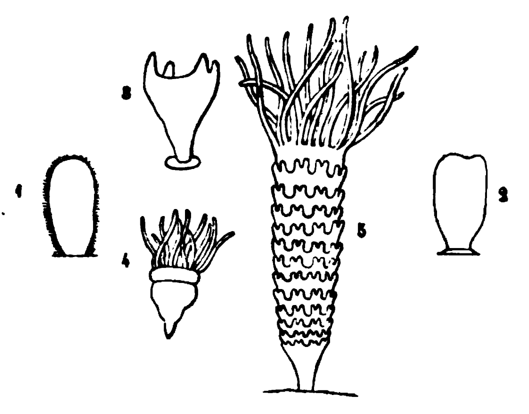


Fig. 34. Jugendzustände von *Aurelia aurita*. 1 Planulaform, sich festheftend. 2, 3 Uebergang in die Polypenform. 4 Beginn der Metamerenbildung. 5 Fortgesetzte Metamerenbildung (Strobila) und Differenzirung derselben. (Nach M. Sars.)

Anzahl von Medusen zerlegt, die allmählich sich ablösen (Ephyraform), und frei geworden eine weitere Ausbildung eingehen.

Dieser für Cephaea, Aurelia und Cassiopeia bekannte Vorgang fehlt bei Pelagia, deren Eier sich in schwimmende Larven verwandeln, die ohne ein polypenförmiges Stadium zu jungen Medusen werden. Die Ontogenie der Pelagia ist also auf wenige Stadien zusammengezogen, während sie bei den andern, über eine grössere Formenreihe ausgedehnt, mehr einer Wiederholung der paläontologischen Entwickelung entspricht. Für diese wird der polypenförmige festsitzende Zustand als Ausgangspunkt gelten müssen, woran sich zunächst die allmähliche Umwandlung des Polypen in eine freiwerdende Meduse anschloss. Die Strobilation des Scyphostoma und die daraus hervorgehende Genese einer Anzahl von Medusen erscheint unter jener Voraussetzung als ein secundärer Vorgang, der erst allmählich, nachdem nicht mehr der ganze Polypenkörper in die Meduse sich umwandelte, zur Ausbildung kam. Aus dem beim Uebergange des Polypen in die Strobila stattfindenden Wachsthume letzterer Form ist ersichtlich, dass den Ernährungsverhältnissen des Scyphostomazustandes für die Entstehung der Strobilaform, d. h. für die Sprossung der Medusen, eine wichtige Rolle zukommen muss, so dass die Entstehung der ganzen Erscheinung mit der Ernährung des Scyphostoma in causalem Zusammenhang steht. Durch die Sprossung von Ephyren, d. h. jungen Discophoren vom Leibe der Strobila, wird eine ungeschlechtliche Vermehrung in den Entwickelungsgang der Medusen eingeschaltet, woraus eine Form des sogenannten Generationswechsels sich ableitet.

Durch die Scyphostomaform besitzen die Medusen nähere Beziehungen zu den Calycozoën, die von jener ableitbar erscheinen. Der mit einem kurzen Stiele festsitzende Körper ist schirmartig verbreitert und kommt im Verhalten seiner Axen mit den Scyphostomen und deren Abkömmlingen überein. In manchen Beziehungen bietet er auch eine Verwandtschaft mit den Anthozoën. Dadurch erscheint in den Calycozoën eine sehr wichtige Zwischenform, die aus der für mehrere grosse Abtheilungen der Acalephen gemeinsamen Stammform mit relativ wenigen Modificationen sich fortgesetzt hat.

§ 77.

Für die Anthozoën ist die primitive Körperform mit jener anderer Cölenteraten in vollkommener Uebereinstimmung, und auch die ersten Zustände der sich festsetzenden Planula bieten keine wesentlichen Differenzen. Das Erscheinen von Tentakeln und die später folgende innere Differenzirung lässt manche Verschiedenheiten auftreten, zunächst in der Grundzahl der Nebenaxen des Körpers. Bei einigen treten nur 4 Tentakel auf (Tetractinia), bei anderen 6 (Hexactinia) und endlich bei noch andern 8 (Octactinia). In den beiden ersten Abtheilungen bleibt es nicht bei dieser Zahl, vielmehr erscheint alsbald eine Vermehrung der Tentakel,

der eine entsprechende Veränderung der inneren Organisation parallel geht. Damit wird am Organismus eine grössere Zahl von Queraxen unterscheidbar, deren Grundzahl in den meisten Fällen die zuerst erschienene Zahl ist. Bei den Octactinien dagegen persistiren die ersten vier Queraxen.

Der meist cylindrische Körper des jungen Thieres behält diese Form nur in wenigen Abtheilungen Cereanthus, Actinia etc.). Bei den übrigen kommt es zu einer Stockbildung, welche für die äussere Erscheinung die grösste Mannichfaltigkeit der Formen bedingt. Die Stöcke (Polyparien) entstehen entweder durch unvollständige Theilung oder durch Knospenbildung, beide zuweilen combinirt.

Die Theilung (Längstheilung) erweist sich in der Stockbildung bis zu sehr verschiedenen Stufen ausgeführt. In manchen Fällen ist sie nur durch ein Auswachsen in die Quere angedeutet, und es kommt zu gar keiner Scheidung des Organismus, z. B. bei manchen Fungien. Andere bieten die Theilung nur an der oralen Körperoberfläche, indess im Innern ein continuirliches Verhalten fortbesteht. Durch die Fortsetzung dieses Vorganges entstehen Stöcke mit zahlreichen Mundöffnungen, die in mannichfach gewundenen, am Rande mit Tentakeln besetzten Reihen angeordnet sind (Maeandrina). Während auf diese Weise mehr flache oder rasenartig ausgebreitete Stöcke entstehen, treten durch die Combination der Theilung mit einem bedeutenden Längewachsthum der Personen verästelte Stöcke auf, die nicht blos verschiedene Ausdehnung, sondern auch sehr mannichfache Formen der Verzweigung gewinnen können. In ähnlicher Weise liefert die Sprossung complicirte Stockbildungen. Auf beiderlei Art entsteht eine dem gesammten Stocke zugehörige, allen Personen gemeinsame Körperparthie (Coenosark, Coenenchym). Von dieser entwickelt sich der basale Abschnitt bei den nicht festsitzenden, sondern nur lose im Schlamm oder Sande steckenden Stöcken der Octactinien zu einem der Sprossung entbehrenden stielähnlich geformten Theile des Stockes (Pennatuliden).

§ 78.

In der von den übrigen Acalephen am meisten abweichenden Abtheilung der Ctenophoren bildet sich aus der mit den anderen im wesentlichen übereinstimmenden Larve alsbald die definitive Leibesform aus. An dieser sind vier senkrecht auf die Hauptaxe gerichtete Nebenaxen unterscheidbar, nach denen die wichtigsten Organe angeordnet sind. Der Körper folgt damit im Allgemeinen dem radiären Typus, der bei den Beroïden am meisten ausgeprägt ist. Dieser achtstrahligen Form liegt jedoch höchst wahrscheinlich eine vierstrahlige zu Grunde, bei der jeder Radius sich in zwei getheilt hat. Je zwei aus einem primitiven Radius entstandene Radien sind den gegenüberstehenden Radien derselben Queraxe gleich. Die Ausbildung der Körperform erfolgt an den Polen einer der

beiden primitiven Queraxen. Die in dieser Richtung aufgetretene Differenzirung ist schon bei den Cydippiden deutlich, mehr ist sie bei den Mnemiden durch lappenartige gegen den Mundpol gerichtete Fortsätze ausgeprägt, am meisten bei Cestum entfaltet, deren Körperform durch Auswachsen in der Richtung zweier congruenter Interradien in eine Bandform überging.

Gliedmassen.

§ 79.

Ich fasse hier die als Tentakel bezeichneten Fortsatzbildungen des Körpers zusammen, welche, den Spongien gänzlich fehlend oder nur andeutungsweise zukommend, bei den Acalephen in grosser Verbreitung getroffen werden, und ebenso von bedeutendem Einflusse auf die äussere Formerscheinung dieser Organismen, wie für die Gesammt-Oekonomie derselben von hohem functionellen Werthe sind. Die meisten sind wie die Leibeswand contractil, doch gibt es auch starre, nur wenig bewegliche Formen (Trachynemiden). Die Tentakel sind der Sitz einer bedeutenden Empfindlichkeit, und fungiren somit als Sinnesorgane; in vielen Fällen sind sie Greifwerkzeuge, und endlich dienen sie durch die ihnen eingefügten Nesselzellen als Waffen.

Den niedersten Befund bieten die Hydroïdpolypen, deren Tentakel in manchen Abtheilungen (Coryneen) über die Oberfläche des vordersten (dem oralen Pole nächst gelegenen) Körperabschnittes zerstreut sind. Bei manchen macht sich eine regelmässigere Vertheilung bemerkbar, die bei anderen in die Herstellung eines »Tentakelkranzes« übergeht (Hydractinia, Eudendrium, Campanularia). Dieser ist meist in einiger Entfernung von der Mundöffnung angebracht; durch ihn wird der bezügliche Körpertheil höher potenzirt und erscheint einem Kopfe analog, wie man denn die tentakeltragenden Körpertheile (Hydranthen) der Hydroiden auch als »Köpfchen« bezeichnete.

Der höheren Differenzirung des gesammten Körpers der Tubularien entspricht die Ausbildung eines zweiten Tentakelkranzes, der den Mund direct umgibt. Der äussere Tentakelkranz ist mit der scheibenähnlichen Ausbreitung des Köpfchens an den Rand derselben gerückt. Es sind also hier Mundtentakel und Randtentakel unterscheidbar. Letztere erlangen bei den Hydromedusen wie bei den Medusen eine grosse Ausbildung.

Die Randtentakel, Randfäden, meist sehr bedeutend verlängerte fadenartige Anhänge des Glocken- oder Schirmrandes der Hydromedusen sind immer nach den Körperradien geordnet. Bei dem Bestehen interradialer Tentakel treten diese meist nach den radialen auf, selbst wenn ihre Zahl eine bedeutende ist. Zuweilen stehen sie in Büscheln (Lizzia) oder sind verzweigt (Cladonema). Der über die Radienzahl hinausgehen-

den Vermehrung der Tentakel steht die Minderung gegenüber. Zwei Tentakel besitzt Saphenia, nur einen Stenstrupia. Bei den Trachynemiden sind die Tentakel gleichfalls radial angeordnet, manche besitzen dazu, wie die Aeginiden, noch interradiale. Eigenthümlich ist die Einfügung der Tentakel an den Körper, indem das Stützgewebe der ersteren einen oft ansehnlichen Fortsatz in letzteren einschickt. Auch Reductionen kommen vor. Nur 2 Tentakel besitzt Aeginopsis. Bei den Geryoniden findet ein Wechsel der Tentakel statt, indem das junge Thier vergängliche Randfäden (Larvententakel) von anderm Baue besitzt.

Die unter den Hydromedusen verbreiteten Mundtentakel entsprechen gleichfalls der Grundzahl der Radien des Körpers. Bald sind sie einfach, bald verzweigt. Sie bilden jedoch kein allgemeines Vorkommen und werden häufig durch Ausdehnungen des Mundrandes ersetzt. Trachynemiden und Aeginiden entbehren sie allgemein.

Unter den Siphonophoren entbehren alle medusiformen Personen der Randfäden, die nur als Rudimente, wie z. B. in den Nesselknöpfen der Deckstücke, angedeutet erscheinen. Dieser Mangel eines für die Oekonomie der Stöcke wichtigen Apparates wird durch die »Taster« und die »Senkfäden« compensirt, welche aus Umbildungen medusiformer Personen sich erklären lassen (vergl. oben § 75).

Den Discophoren fehlen die Randfäden in den Abtheilungen der Rhizostomeen und Cyaneen, welch' letztere vier ansehnliche von der Unterfläche des Schirmes entspringende Tentakelbüschel besitzen, die weder auf Randfäden noch auf Mundtentakel bezogen werden können. Bei anderen kommen Randfäden bald nach der Radienzahl, bald auch interradial verbreitet vor. Schon bei den Charybdeïden zeigt Charybdea vier von pfeilerartigen Fortsätzen der Glocke getragene Tentakel, die bei Tamoya (T. quadrumana) durch ebensoviele Büschel repräsentirt sind. Eine Vermehrung findet sich bei den Pelagien, und eine sehr grosse Anzahl feiner Randfäden zeichnet die Aurelien aus. Mundtentakel erscheinen als feine franzenartige Fortsätze an den Rändern der den Mund umstehenden Arme. Bei den Rhizostomeen sind sie längs der zahlreiche Mundporen tragenden Rinnen vertheilt.

Bezüglich der Lucernarien ist ein doppeltes Verhalten der Randfäden zu bemerken, indem sie bei einer Abtheilung (L. cyathiformis) ganz ähnlich wie bei Medusen den Rand des becherförmigen Körpers besetzen, jedoch deutlich eine Scheidung in acht Gruppen erkennen lassen, indess sie bei anderen (L. auricula) ebensoviele auf die Enden der vier vom Körper ausgehenden Zipfelpaare vertheilte Büschel bilden.

Die Tentakel der Anthozoen sind nach den grösseren Abtheilungen verschieden. Acht blattförmige, eingekerbte oder gefiederte Tentakel umgeben die Mundöffnung der Octactinien. Eine meist grössere Anzahl cylindrischer Tentakel kommt den Hexactinien zu. Sie umstehen die Mundfläche des Körpers oder sind auf ihr zerstreut, zuweilen auch auf lappenförmigen Fortsätzen derselben angebracht.

Bei den Ctenophoren sind ausser hin und wieder vorhandenen unansehnlichen Fortsätzen am Rande der Mundöffnung in einzelnen Familien (Calymniden, Callianiriden), grosse in der Nähe des Mundes sich erhebende lappenförmige Ausbreitungen des Körpers vorhanden, die man mit den Tentakelbildungen zusammenstellen kann, obschon sie diesen morphologisch fremde Gebilde sind. Ausser diesen bestehen in einigen Gattungen (Cydippiden) den Randfäden der Medusen ähnliche, den Polen einer interradialen Queraxe des Körpers entsprechende »Senkfäden«, die zuweilen mit Anhängen besetzt sind.

Integument.

§ 80.

Das Integument der Cölenteraten bietet die primitivsten Verhältnisse bei den Spongien, indem es aus dem nur wenig differenzirten Ectoderm sich zusammensetzt, welches den mannichfaltigen Umgestaltungen des den Ernährungsapparat begrenzenden Entoderms folgt. Die durch letzteres Verhältniss sich ergebenden Eigenthümlichkeiten sind weiter unten (§ 87) zu berücksichtigen. Die Zellen des Ectoderms stellen bei den Physemarien ein Syncytium dar. Bei den Poriferen sind sie bisweilen als eine dünne Schichte erkannt (Halisarcina, Sycon).

Unter den Acalephen geht das Ectoderm sehr frühzeitige Differenzirungen ein, so dass die allgemein verbreitete äusserste Zellenschicht, Epidermis, in den meisten Fällen nur einen Theil der primitiven Ectodermschicht vorstellt. Die bei den Schwämmen nur auf frühere Entwickelungsstadien beschränkte Wimperbekleidung des Körpers erhält sich bei den Acalephen nicht blos während der sogenannten Larvenstadien, wo sie der Locomotion vorsteht, sondern geht auch vielfach auf spätere Formzustände über, wo sie meist auf einzelne Theile, z. B. die Tentakelbildungen beschränkt wird.

Mit der Volumsvergrösserung wird die Bedeutung der Cilien für die Locomotion aufgegeben. Nur in einer einzigen Klasse, bei den Ctenophoren, erhält sich diese Beziehung unter Zunahme des Volums der Cilien. Statt der allgemeinen Bewimperung der Larve bilden sich den Körper in Längsreihen besetzende, den Cilien ähnliche Gebilde, welche durch Auswachsen in die Länge und Breite in bewegliche Schwimm- oder Ruderplättchen sich umgestalten. Die Plättchen sind mit der breiteren Basis dem Körper verbunden und nur an dieser Stelle äussert sich die vom Willenseinflusse des Thieres abhängige Beweglichkeit, während der übrige grössere Theil der Plättchen rigid erscheint. Meist sind acht Reihen solcher Plättchen vorhanden, die als Ruderorgane thätig sind. Bei manchen treten nur vier Reihen derselben auf (Cestum). Eigenthümliche Differenzirungen in den Epithelelementen sind die bei allen Acalephen

wenn auch nicht ausschliesslich verbreiteten Nesselkapseln (Nemocysten). Es sind feste im Zellprotoplasma entstehende Kapseln (Fig. 35. *B*.), welche in ihrem Innern einen elastischen, spiralig zusammengerollten Faden enthalten (*A*), der meist bei Berührung der Kapsel als starres Gebilde nach aussen hervortritt. Diese Nesselkapseln finden sich bald einzeln, bald in Gruppen, und zeigen zuweilen eine sehr regelmässige Anordnung. Oft geht diese zu ausserordentlich complicirten Einrichtungen über, wie z. B. an den Nesselknöpfen der Siphonophoren, bei denen die Nesselkapseln häufig in spiralige Bänder angeordnet sind. Auf der Oberfläche entstanden, erhalten diese »Nesselbatterieen« bei vielen eine besondere Umhüllung von einer Integumentlamelle.



Fig. 35. Verschiedene Formen von Nesselkapseln. *A* Nesselkapseln von Corynactis, 1 mit dem spiralig aufgerollten Faden, 2 mit ausgestrecktem Faden. *B C* Nesselkapseln von Siphonophoren mit ausgestrecktem, theilweise mit Häkchen besetztem Faden. *D* Nesselzellen von Medusen; Faden noch eingerollt, bei einer noch nicht differenzirt, Kern der Zelle sichtbar.

Obschon diese Gebilde über die ganze Oberfläche des Körpers verbreitet vorkommen, und auch im Entoderm und dessen Producten nicht fehlen, so sind doch manche Körpertheile ihr vorzüglicher Sitz. Vor Allem die Tentakel, oder andere Vorsprünge des Körpers. Die Formen der Nesselkapseln sowie der feinere Bau des Fadens bieten bedeutende Verschiedenheiten, und ergeben für die einzelnen Abtheilungen charakteristische Befunde.

Das Ectoderm besitzt auch eine secretorische Thätigkeit, durch welche mehr oder minder den Körper umschliessende Gehäuse geliefert werden. Sie finden sich unter den Hydroïdpolypen verbreitet, aus einer festen, dem Chitin nahestehenden Substanz gebildet, häufig mit mannichfaltigen Sculpturen, Leisten, Stacheln, Wülsten etc. versehen. Besonders bei den stockbildenden Hydroïdpolypen finden sich solche röhrenförmige Gehäuse, die bald nur auf den festsitzenden Theil des gemeinsamen Stockes beschränkt sind (Hydractinia), bald sich über die Verzweigungen des Stockes fortsetzen (Tubularia, Eudendrium, Pennaria) bald auch den einzelnen Personen zugetheilt sind (Campanularia, Sertularia). Dadurch empfängt der weiche Polypenstock ein Stützorgan, das ihm sowohl eine Erhebung über den Boden gestattet als auch seine Befestigung am Stocke vermittelt.

Skelet.

§ 81.

Ausser den in den vorerwähnten Gehäusebildungen gegebenen Stützorganen kommen den Cölenteraten noch vielfache andere Skeletbildungen zu, die gleichfalls als Differenzirungen des Mesoderms sich darstellen.

Den Physemarien fehlen sie. Diese schaffen sich durch Aufnahme von Fremdkörpern ins Ectoderm einen Ersatz, und bei den Poriferen, von denen ein Theil (Halisarcina) festerer Bildungen entbehrt, entstehen Stützgebilde entweder in Gestalt fester Nadeln (Spicula) oder weicherer Fasern,

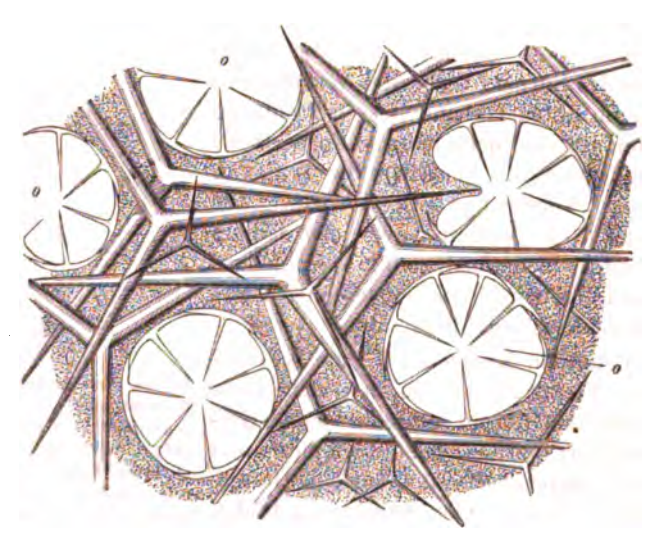


Fig. 36. Ein Stück der Körperoberfläche eines Kalkschwammes (Sycaltis perforata) zur Darstellung der dreistrahligen Spicula. *o* Dermal-Ostien, jedes von einem Spiculakranze umgeben. (Nach Häckel.)

deren Sitz das Mesoderm ist. Die ersteren sind entweder aus Kalk oder Kieselerde gebildet, wonach Kalk- und Kieselschwämme unterschieden werden. Einfacher verhalten sich die Spicula der Kalkschwämme, indem sie hier nur als Stabnadeln, drei- oder vierstrahlige Nadeln vorkommen, die in der Vertheilung und Anordnung im Körper bei zahlreichen Modificationen des Einzelverhaltens eine grosse Regelmässigkeit darbieten. Vorstehende Figur gibt eine Darstellung des Verhaltens der Spicula bei einem Kalkschwamm. Die aus Kieselerde bestehenden Hartgebilde bieten eine viel bedeutendere Mannichfaltigkeit der Form, und ausser den in zahlreichen Combinationen bis zu vielstrahligen Sternen verbundenen Nadelgebilden kommen noch mannichfaltige andere feste Theile, z. B.

Doppelscheiben (Amphidisken) (Fig. 37. 2.) vor. Die oft sehr lang gestreckten Kieselnadeln setzen zuweilen ausserordentlich zierliche Gerüste (Euplectella) zusammen, oder sie bilden mächtige, weit über den Körper hinausragende Büschel fadenförmiger Gebilde (Hyalonema). Bei den Hornschwämmen endlich wird das Gerüste des Leibes durch netzförmig verbundene Fasern gebildet, die aus einer dem Chitin verwandten Substanz bestehen.

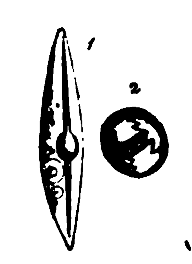
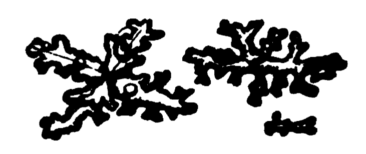


Fig. 37. 1 Zelle mit einer Kieselnadel von Spongilla. 2 Bläschen mit einem Amphidiscus von Spongilla. Nach N. Lieberkühn.

Die Ablagerung anorganischer Substanzen im Mesoderm führt auch bei den Acalephen zu zahlreichen Skeletbildungen. Bei den Anthozoën bieten sie vornehmlich die zu Stöcken vereinigten Formen dar, und zwar sind es fast ausschliesslich Kalksalze, welche die Hartgebilde zusammensetzen. Die Bildung der letzteren erfolgt entweder in bestimmt geformten (Fig. 38), durch die Weichtheile des Körpers zerstreuten Depositionen (Fig. 45), oder es entstehen zusammenhängende Massen, die wieder je nach der Art ihrer Bildung mehrfach verschiedene Zustände darstellen. Die Kalkkörper (Spicula) lagern immer in dem bindegewebigen Theile des Parenchyms, und sind von mannichfaltiger Gestaltung. Sie besitzen eine organische Grundlage, die nach Entfernung des Kalkes die Form der Spicula wiedergibt. Die zusammenhängenden Skeletbildungen kommen entweder durch Vereinigung von Spiculis zu Stande, wobei eine erhärtende organische Substanz die Verbindung besorgt, z. B. bei Corallium, oder sie entstehen durch unmittelbare Verkalkung einer in der Axe des Cönenchyms liegenden, abgesonderten Hornsubstanz, ohne dass Spicula vorhanden wären. Ist die organische Substanz vorwiegend, so bilden sich hornartige Axenskelete, wie bei den Gorgoniden und Antipathiden. Diese Axenskelete beschränken sich zuweilen nur auf den Stamm der Colonie, wie bei den Pennatuliden, wo sie im Schafte des Stockes liegen, oder sie dehnen sich über alle Verästelungen des Stockes aus. — An die Axenskelete schliesst sich eine andere Form an, die durch allmähliche Verkalkung des Körperparenchyms entsteht, wobei gleichfalls Spicula eine Rolle spielen. Dabei wird der aborale Abschnitt des gesammten Körpers mehr oder minder vollständig sklerosirt. In gleichem Maass findet am oralen Pole ein Weiterwachsen des Körpers statt, und die vollständig verkalkten Theile verfallen dem Absterben. Solche Skelete bilden die Kalkgerüste der Fungien, Asträen, Madreporen, wie die der Tubiporen. In der ganzen Erscheinung dieser Gerüstbildung kann eine Fortsetzung und Ausbildung der bei den Schwämmen getroffenen Skelete erkannt werden.


Fig. 38. Kalkspicula von Alcyonium.

§ 82.

Eine andere Art von Stützorganen kommt durch Cuticularbildungen oder durch Differenzirungen resistenterer Bindesubstanzen im Innern des Körpers zu Stande. Den einfachsten Befund bieten hier wieder die Hydroïdpolypen, bei denen zwischen Ectoderm und Entoderm eine homogene Lamelle vorkommt, die als Stützlamelle für ihr angelagerte weichere Gewebe fungirt. Während dieses Gebilde in seiner Bedeutung als Stützorgan bei einem Theile der Hydroïden durch die Bildung äusserer Gehäuse beschränkt wird und demzufolge da sehr dünn ist wo letztere bestehen, findet es sich stärker an den freien nicht im Gehäuse geborgenen Theilen des Körpers. Im Anschlusse hieran trifft man bei den Tubularien eine mächtige Schichte von Stützgewebe in der dem freien, köpfchenförmigen Theile des Thieres zugehörigen Körperwand. Dieses Gewebe besteht aus homogener, von Fasern durchsetzter Substanz, zwischen Ectoderm und Entoderm eingebettet. Hierin erscheint eine Vorbildung der bei den Medusen zu höherer Entfaltung kommenden Einrichtung, der sogenannten Gallertscheibe, die bei manchen derselben (Medusen von Clavatella, dann Eleutheria) gleichfalls noch eine geringe Ausbildung zeigt.

Die Gallertscheibe ist bei den Hydromedusen bald völlig homogen bald von feinen Fasern durchsetzt, welche vom Ectoderm zum Entoderm sich fortsetzen. Sie bildet eine die Körperform bedingende, der aboralen Fläche des Körpers angehörige Scheibe (Fig. 39. *l*), die bis zur Glockenform modificirt sein kann. Der oralen Fläche der Scheibe lagern die aus dem Entoderm gesonderten Organe, also vorzüglich der Gastralapparat an.

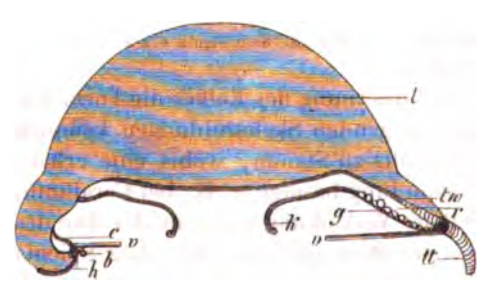


Fig. 39. Schema eines Verticalschnittes durch eine erwachsene Cunina rhododactyla, rechts durch eine radiale, links durch eine interradiale Verticalebene geführt. *b* Randbläschen. *c* Ringcanal. *g* Zeugungsstoffe. *h* Mantelspange. *k* Magen. *l* Gallertscheibe. *r* Radialtasche. *tt* Tentakel. *tw* Tentakelwurzel. *v* Velum. (Nach E. HÄCKEL.)

Wiewohl der Gallertschirm der Discophoren äusserlich mit jenem der Hydromedusen übereinstimmt, so ist er doch durch nicht unwichtige Verhältnisse davon unterschieden. Denn seine Substanz enthält, mit gallertigem Bindegewebe übereinkommend, mannichfaltige Formelemente und setzt sich oralwärts auf den sogenannten Magenstiel fort. Er umschliesst dadurch grössere Strecken des Gastrovascularsystems.

Untergeordnetere Einrichtungen stellen die Stützgebilde der Tentakel vieler Hydromedusen dar. Sowohl bei Hydriformen wie bei Medusen (Trachynemiden, Aeginiden) wird die Axe der Tentakel von einer Zellen-

reihe gebildet, deren Elemente durch eine mehr oder minder mächtige homogene Membranschichte abgekapselt erscheinen. (Vergl. Fig. 9.) Die Zellenreihen besitzen dadurch eine gewisse Rigidität. Ein ähnlich zusammengesetzter Ring (Ringknorpel) findet sich am Scheibenrande der Geryoniden.

Muskelsystem.

§ 83.

Unter den Spongien ist die Existenz auf Muskeln beziehbarer Formelemente nicht mit Sicherheit erwiesen, ja bei den genauer gekannten Kalkschwämmen fehlen sie sogar mit Bestimmtheit, und alle Bewegungserscheinungen des Thierleibes leistet das Protoplasma des Ecto- und Entoderms.

Die erste Sonderung einer Muskelschichte ist bei den Hydromedusen (Hydriformes) erwiesen, wo die Zellen des Entoderms contractile, bandartige Ausläufer besitzen, die unterhalb jener Zellenschichte ein zusammenhängendes Stratum bilden. (Vergl. oben § 25.) Diese Schichte setzt sich auch auf die Tentakel fort, fehlt aber an den von einem Gehäuse umgebenen Strecken der Stöcke. Sie empfängt in einzelnen Theilen z. B. am Stamme der Siphonophorenstöcke, eine mächtigere Ausbildung. Bei den Medusen ist sie auf die den Gastralapparat tragende Fläche beschränkt, wo sie die »Subumbrella« vorstellt. Vom Rande der Glocke oder der Scheibe setzt sie sich auf einen verschieden breiten membranösen Fortsatz fort, das Velum, das wesentlich aus Muskelfasern besteht, und erstreckt sie sich gleichfalls auf die Tentakelgebilde. Complicirter ist die Muskulatur bei den Discophoren, von denen Manche auch mit einem Velum versehen sind (Aurelia). Bei allen Medusen bieten die Formelemente der Muskulatur eine feine Querstreifung dar, die den gleichen Theilen der Hydriformen abgeht.

Unter den Ctenophoren sind sowohl oberflächliche, den wimpertragenden »Rippen« folgende Muskelzüge beobachtet, wie auch im Innern des gallertigen Körpergewebes Muskelfasern vorkommen sollen.

Am reichlichsten erscheint die Muskulatur bei den Anthozoën entwickelt. So wird bei den Actinien die festsitzende Sohle des Körpers vorwiegend von Muskeln gebildet und am übrigen Körper sind Ring- und Längsfaserschichten unterscheidbar, die auch auf den Tentakelapparat übergehen. Bei den stockbildenden Anthozoën scheinen die Körper der Einzelthiere gleichfalls Ring- und Längsmuskeln zu besitzen, und auch das weiche Cönenchym wird contractil, da Muskelfasern die es durchziehenden Canalnetze des Gastralsystems begleiten.

Nervensystem.

§ 84.

Durch den Mangel aller auf besondere Organe der Empfindung beziehbaren Einrichtungen stellen sich die Spongien auf die niederste Stufe thierischer Differenzirung. Fast unmittelbar reihen sich daran die Acalephen, deren niedere Formen gleichfalls jene Organe noch nicht gesondert zeigen. So erscheint bei den Hydroïdpolypen die Zellenschichte des Ectoderms noch als indifferentes Empfindungsorgan. Auf dasselbe einwirkende Reize lösen Bewegungen der mit jenen Zellen zusammenhängenden Fasern der Muskelschichte aus (§ 25), aber erst bei den Medusiformen sind gesonderte als Nervensystem zu deutende Theile erkennbar. Diese bilden einen längs des Scheibenrandes verlaufenden Ring aus einem faserigen Gewebe, der in regelmässigen Abständen ganglionäre Anschwellungen mit zelligen Elementen zeigt. Die Ganglien entsprechen in ihrer Lage den als Sinnesorgane zu deutenden Randkörpern und senden theils zu den Tentakeln, theils zu den Radiärcanälen Fädchen ab. Dieser bei Geryoniden am genauesten bekannt gewordene Nervenring findet seine Stütze am Ringknorpel und liegt zwischen diesem und dem Ringcanale des Scheibenrandes. Die Anschwellungen des Nervenringes stellen centrale Organe vor, welche durch die faserigen Abschnitte untereinander verbunden sind. Minder genau ist unsere Kenntniss vom Nervensystem der Discophoren. Auch aus Versuchen mittels Durchschneidens des Scheibenrandes scheint hervorzugehen, dass hier ein centraler Nervenapparat sich vorfindet.

Auch das Nervensystem der Ctenophoren ist bis jetzt nur wenig sicher nachgewiesen. Und ebenso sind für die übrigen Acalephen keine hierher bezüglichen Organe auch nur mit einiger Zuverlässigkeit dargestellt worden.

Sinnesorgane.

§ 85.

Bei der Unvollkommenheit unserer Kenntnisse vom Nervensysteme der Cölenteraten kann es nicht befremden, dass auch über die als Sinnesorgane anzusehenden Theile keineswegs ein definitives Urtheil abzugeben ist. Das gilt sowohl für die Einrichtungen die man als dem Tastsinne vorstehend betrachtet, als auch von den höheren Sinnesorganen, die man vorzüglich als Hör- und Sehwerkzeuge unterschieden hat. Dem im Integumente vorhandenen allgemeinen Gefühlssinne scheinen besondere Fortsatzbildungen des Körpers zu dienen, die oben (§ 79) als Tentakel aufgeführt sind. Ob dagegen eigene Apparate bestehen, muss für jetzt dahin-

gestellt bleiben, wenn auch das Vorkommen starrer Borsten an den Tentakeln, in ähnlicher Weise auch um die Mundöffnung angebracht, auf gesonderte Tastorgane schliessen lässt.

Differenzirtere, zu Sinneswahrnehmungen eingerichtete Organe finden sich in den sog. »Randkörpern«, die bei den freilebenden Medusen dem Rande des Schirmes angefügt und in zweierlei Zuständen zu unterscheiden sind. Einmal erscheinen sie als bläschenförmige Gebilde, und zweitens als Pigmentanhäufungen, die mit einem hellen, lichtbrechenden Körper ausgestattet sind, jenen Organen ähnlich, die bei den höhern Thieren als Endapparate der Sehnerven sich herausstellen. Die ersteren oder Randbläschen sind entweder in die Substanz der Scheibe eingebettet oder springen frei am Scheibenrande vor. Sie bestehen aus einer homogenen, mit Epithel ausgekleideten Kapsel und umschliessen eine oder mehrere concentrisch geschichtete Concretionen oder kleine Krystalle. Die ersteren sind mit der Bläschenwand in fester Verbindung, indem sie von einem kugeligen Vorsprunge der Wand umschlossen werden. Da sie nicht im freien Raume des Bläschens liegen, so schwindet die Aehnlichkeit mit den Gehörbläschen anderer niederer Thiere um Bedeutendes, ohne dass jedoch möglich wäre, eine andere Deutung bestimmter zu formuliren. Dass Sinnesorgane vorliegen, erhellt aus der engeren Verbindung mit dem Nervenringe, da von dem unter jedem Randbläschen gelegenen Ganglion ein doppelter das Bläschen umgreifender Faserzug ausgeht, der nach stattgefundener Vereinigung in die das Concrement enthaltende kugelige Zellenmasse eintritt (Geryoniden). Die Verbreitung dieser Randbläschen findet sich vorzüglich bei den Eucopiden, Trachynemiden, Geryoniden, Aeginiden.

Krystalle sind bei Cunina vorhanden, und dadurch bilden diese Randbläschen einen Uebergang zu ähnlichen Gebilden der Discophoren. Die Randkörper erscheinen hier stets gestielt (Fig. 40 *A B b*) und liegen in einem Ausschnitte oder einer nischenförmigen Vertiefung des Scheibenrandes, von Lamellenvorsprüngen desselben beschirmt. Einen grossen Theil des Randkörpers bildet ein Hohlraum (Ampulle) (*d*), der mittelst eines in den Stiel übergehenden Canales (*c*) mit dem Gastralsysteme zusammenhängt. Dieser Ampulle angelagert und das freie Ende des Randkörpers einnehmend findet sich ein mit Krystallen gefülltes Bläschen (*e*), welches mit dem gleichen der Aeginiden übereinkommt. Die bedeutendste Verschiedenheit von letzteren ist also nur durch den Mangel der vom Gastralsystem gebildeten Ampulle gegeben.

Organe anderer Art finden sich bei den Hydromedusen. Sie scheinen in einem sich gegenseitig anschliessenden Verhältniss zu den Randbläschen zu stehen, denn sie kommen nur in jenen Familien (Oceaniden) vor, welche der Bläschen entbehren. Als erste Andeutung erscheinen Pigmentflecke an der Tentakelbasis, die zwar in der Regel der lichtbrechenden Medien entbehren, in anderen Fällen dagegen mit Bildungen ausgestattet sind, die an die Krystallkegel anderer niederer Thiere erinnern. Bei

den Discophoren combiniren sich diese Ocelli mit den bereits erwähnten Randkörpern, sie zeigen bald nur Pigment, bald solches als Umhüllung eines stark lichtbrechenden Körpers (Fig. 40 *B g*).

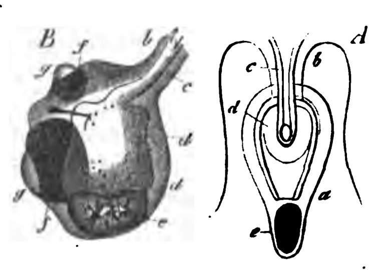


Fig. 40. Randkörper von acraspeden Medusen. *A* von Pelagia noctiluca. *B* von Charybdea marsupialis. *a* der freie Theil des Randkörpers zwischen den Randausschnitten der Körperscheibe gelagert. *b* Stiel. *c* Canal in demselben. *d* Ampulle. *e* Krystallsäckchen. *f* Pigment. *g* Linsenartige Körper.

Auch bei den Ctenophoren bestehen eigenthümliche Sinnesorgane. Vor allem gilt hier ein bläschenförmiges, dem aboralen Pole des Körpers eingelagertes Gebilde, welches feste Concremente nach Art der Otolithen in den Gehörbläschen anderer niederer Thiere enthält. Die functionelle Bedeutung auch dieses Organs ist jedoch noch nicht sicher gestellt, und ebenso unsicher ist sie bezüglich zweier zur Seite dieses Bläschens gelagerter wimpernder Flächen, der Polfelder, die mit franzenartigen Fortsätzen ausgestattet sind.

Darmcanal.

§ 86.

Mit der bei den Cölenteraten zuerst auftretenden Sonderung des Körpers in eine Ectoderm- und Entodermschichte ist der niederste Zustand der Ernährungsorgane gegeben, indem das Entoderm einen nach aussen geöffneten Raum, die erste discrete Bildung einer verdauenden Cavität (Magenhöhle) auskleidet. (Vergl. oben § 28.) In der Gastrulaform erscheint dieser Befund am einfachsten, und geht von da aus in den beiden Hauptabtheilungen der Cölenteraten zahlreiche Sonderungen ein. Die Magenhöhle bleibt nämlich nicht auf jenen einfachen Raum beschränkt, sondern wächst in mannichfaltige Hohlraumbildungen, Canäle, Taschen etc. aus, welche im Organismus bald irregulär, bald in bestimmter Anordnung sich vertheilen. In der Regel verknüpft sich damit eine Arbeitstheilung, und nur ein bestimmter Abschnitt oder mehrere solche fungiren als verdauende Cavität, indess die übrigen Räume mehr zur Vertheilung des ernährenden Fluidums (Chymus) verwendet werden. Damit ist aber die Function dieses Gastralsystems nicht abgeschlossen. Es entspricht ohne Zweifel auch den Zwecken der Athmung, indem es mit der Nahrung aufgenommenes Wasser im Körper vertheilt, und demselben, besonders bei den Spongien, bedeutend grössere Oberflächen darbietet als die äussere Fläche des Körpers. Endlich besitzt es wichtige Beziehungen zur Fortpflanzung, indem die Zeugungsstoffe in seinen Wänden entstehen.

§ 87.

Unter den Spongien bleibt jene einfachste Form auf frühe Entwickelungszustände beschränkt oder sie persistirt bei den Gastraeaden. Die Ausbildung eines Strudelapparates am Eingange in den einfachen Darmschlauch ist fast die einzige Complication. Bei den Poriferen treten zahlreiche neue hinzu. In der Entodermschichte erscheinen temporäre Lücken, welche nach aussen durchbrechen, so dass die Darmcavität ausser durch die Mundöffnung (Fig. 41 *o*) durch bald da bald dort sich öffnende und wieder schliessende Poren mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht. Die Zahl der somit eine dermale und eine gastrale Oeffnung besitzenden Porencanäle (Dermogastralporen) ist meist sehr gross und in Zusammenhang mit der Zahl der von den Schenkeln der Spicula begrenzten Räume (vergl. Fig. 36 *o*). Diese Befunde finden sich in den niedersten Formen der Kalkschwämme, bei den Asconen, ausgeprägt (Olynthus).



Fig. 41. Ein aus 9 Personen (Individuen) bestehender Asconstock. Schema. *e* Ectoderm. *i* Entoderm. *o* Mundöffnung. *g* Darmhöhle. Nach E. Häckel.

Eine zweite Form entsteht durch Bildung von Ausbuchtungen der Darmhöhle, die sich in das entsprechend verdickte Ectoderm hinein fortsetzen und darin mehr oder minder verzweigte Canäle (Astcanäle) bilden, von denen wieder feine gleichfalls verzweigte Canäle mit Dermalporen ausmünden. In dem Maasse als sich die Sonderung der Darmhöhle in verzweigte Canäle ausgeprägt hat, verliert sie ihre Bedeutung als Magenhöhle und zugleich die Entodermauskleidung, welche auf die verzweigten Canäle beschränkt wird. Die Entodermschichte bleibt aber auch hier nicht allgemein, sondern zieht sich endlich sogar nur in Ausbuchtungen jener Astcanäle zurück, welche dadurch die sogenannten Wimperkammern vorstellen. So tritt mit der Ausbildung dieser Nebenräume des Darmschlauchs auch dessen Function immer mehr von ihrer ursprünglichen Stätte sich entfernend auf jene über.

Die nachstehende Abbildung (Fig. 42) stellt letzteren Zustand vor, bei dem das Entoderm nur noch die Wimperkammern (*w*) auskleidet. Modificationen dieses unter den Kalkschwämmen bei der Gruppe der Leuconen bestehenden Verhaltens bilden sich durch Verbindungen der Astcanäle wie der Wimperkammern untereinander, woraus netzförmige Canalsysteme hervorgehen. Kieselschwämme wie Hornschwämme schliessen sich diesem Typus an.

Eine dritte Form entsteht durch Bildung dichtstehender, radial zur Magenhöhle gerichteter Canäle, welche in ihrem Verhalten der einfachen

Asconform entsprechen, jedoch meist nur durch Dermalporen nach aussen communiciren. Die primitive Darmhöhle verliert hier wie bei den Leuconen mit ihrer Geisselzellenschicht (Entoderm) ihre nutritive Function, welche auf die Radiärröhren beschränkt wird. Letztere bleiben selten frei, sondern verschmelzen meist theilweise oder vollständig mit ihren Wandungen zu einer mächtigen, die primäre Darmhöhle umgebenden Schichte. Bei nur theilweisem Verschmelzen der Radiärröhren entsteht aus den Zwischenräumen ein System von Canälen, welche nur von Ectoderm ausgekleidet sind. Realisirt ist diese Form unter den Kalkschwämmen bei den Syconen.

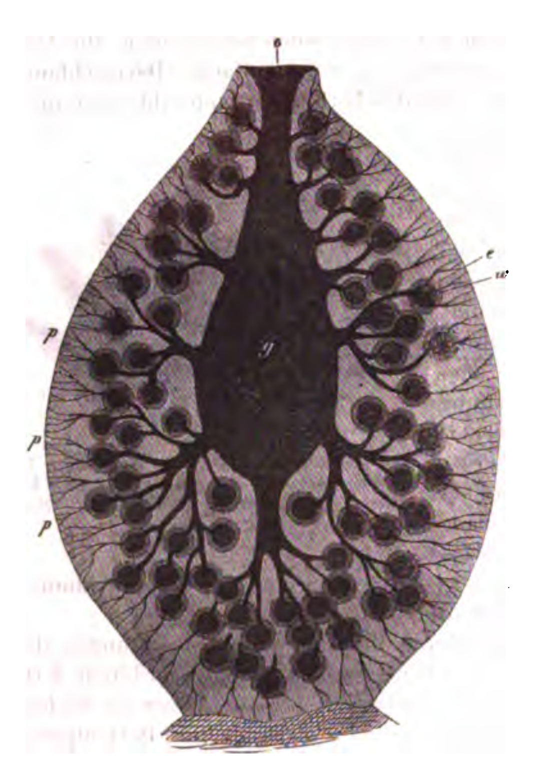


Fig. 42. Schema des Gastralsystems eines Leucon (Dyssycus ananas) mit Ausbildung der Astcanäle. *o* Mundöffnung. *g* Darmhöhle. *p* Dermalcanäle. *w* Wimperkammern. Die Unterscheidung von Ectoderm und Entoderm ist wie auf vorhergehender Figur dargestellt. (Nach E. Häckel.)

Unzählige, bis auf individuelle Zustände herabreichende Modificationen bieten sich innerhalb der einzelnen Formen dar. Die primäre Darmhöhle erleidet Aenderungen durch Ausbuchtungen sowie durch Entstehung von Septis oder Trabekeln und kann ebenso mit der Entfaltung des von ihr ausgehenden Canalsystems sich völlig rückbilden, welche Erscheinung (Lipogastrie) bei Horn- und Kieselspongien nicht selten ist. Eine gleiche Rückbildung kann auch die Mundöffnung eingehen (Lipostomie) ohne dass die Magenhöhle sich daran betheiligt; die Dermalporen übernehmen dann die Function einführender Canäle, oder es bestehen an der Stelle der Mundöffnung zahlreiche kleine Lücken, wie bei Euplectella.

§ 88.

In hohem Grade wird die Gestaltung des Gastralsystems durch die Stockbildung beeinflusst, welche theils durch Concrescenz freier Per-

sonen, theils durch Sprossung auftritt. Die Verbindung ruft dann je nach dem Grade ihrer Ausbildung entweder eine blosse Communication der für die einzelnen Personen selbständig bleibenden Magenhöhlen hervor (Fig. 41), oder führt zu einer völligen Verschmelzung jener Cavitäten, wobei auch die Mundöffnungen Reductionen erleiden oder sogar auf eine einzige sich rückbilden, die gleichfalls schwinden kann.

Aus der Stockbildung entspringt ein besonderes, durch die zwischen den nicht verbundenen Stellen der Personen, oder den anastomosirenden Aesten des Körpers bestehenbleibenden Lücken gebildetes System von Hohlräumen (Intercanalsystem), welches wie jenes oben für die Syconen erwähnte nur vom Ectoderm begrenzt wird, und dadurch sich vom Gastralsystem wesentlich unterscheidet. Es zeichnet sich durch bedeutende Unregelmässigkeiten seiner Anordnung aus, und bildet auch weitere sogar eine Magenhöhle mit Mundöffnung vortäuschende Räume.

Aus allen diesen Einrichtungen ergibt sich für die Spongien mit dem Wandel der Formen auch ein bedeutsamer Wechsel der Functionen der einzelnen Theile. Die physiologische Leistung der verdauenden Cavität vertheilt sich nicht nur auf die von letzterer aus entstandenen secundären Nebencanäle, sondern tritt auch auch auf diese ganz über, oder beschränkt sich sogar nur auf einzelne Strecken derselben, wobei dann die ersteren functionell auf eine tiefere Stufe herabsinken. Auf der anderen Seite kommt mit dieser Aenderung den ursprünglich untergeordneten Abschnitten des Canalsystems eine Hauptrolle zu, und selbst die primitiven Oberflächen des Spongienleibes gelangen, zur Begrenzung des Intercanalsystems verwendet, zu einer höheren Bedeutung. Alles lehrt deutlich, wie die Organisation der Spongien nicht nur im grössten Flusse sich befindet, sondern auch wie zu ihrem Verständniss die schärfste Sonderung des physiologischen und morphologischen Werthes der Organe unerlässlich nothwendig ist.

§ 89.

In der ersten Anlage kommt die Bildung der Darmhöhle der Acalephen mit jener der Spongien überein, aber im ausgebildeten Zustande ergeben sich besonders durch die grössere Regelmässigkeit der Anordnung des aus einem einfachen Hohlraume differenzirten Apparates für die Acalephen bedeutende Eigenthümlichkeiten. Die meist durch Ausbildung accessorischer Theile in ihrer Umgebung ausgezeichnete Mundöffnung führt in die verdauende Cavität, und dient auch als Auswurfsöffnung der unverdauten Stoffe. Der Hauptraum bleibt nur selten für sich, sondern wächst in Nebenräume aus, die als Taschen oder Canäle sich darstellen, und in der Regel auch eine functionelle Differenzirung ausdrücken, indem die in ihnen enthaltene Chymus-Flüssigkeit durch sie im Körper der Person wie auch des Stockes zur Vertheilung gelangt. Diese »Nebenräume« der verdauenden Cavität, mit letzterer zusammen auch als »Gastrovascular-

system« bezeichnet, versehen damit die Function eines circulatorischen Apparates, ohne dass sie morphologisch etwas anderes sind als Differenzirungen einer primitiven Darmhöhle. Bei aller genetischen Uebereinstimmung mit dem Gastralsystem der Spongien ist also jenes der Acalephen durch den Ausdruck einer höheren Differenzirung ausgezeichnet. Diese findet sich in der Verschiedenheit der Nebenräume zum centralen Hauptraum, der den Magen vorstellt, und dessen Functionen meist auf ihn beschränkt bleiben, und nicht wie bei den Spongien in so grosser Verbreitung auch auf jene secundären Binnenräume sich fortsetzen.

§ 90.

Die einfachste Form des Gastralsystems der Acalephen findet sich bei den Hydroïden. Bei Hydra stellt es einen die Längsaxe des Körpers durchziehenden Raum vor, der mit einer Mundöffnung in Mitte des Tentakelkranzes beginnt, und von dem darauffolgenden sehr erweiterungsfähigen Abschnitte, dem Magen, verengert in den dünneren Körpertheil sich fortsetzt. Am aboralen Körperpole communicirt es mit einer engen Oeffnung nach aussen, die jedoch nicht als After fungirt. Auch in die Tentakel erstreckt sich jener Raum. Bei den stockbildenden Hydroïdpolypen verläuft der vom Magen ausgehende Canal durch den ganzen Stock, und lässt das Gastrovascularsystem allen Personen gemeinsam erscheinen. An den Stöcken der Siphonophoren sind nur einzelne Personen zur Aufnahme von Nahrung eingerichtet. Sie entsprechen in ihrem Baue den Magenröhren von Medusen, und stellen sehr erweiterungsfähige Schläuche vor, die in ihrem Grunde mit dem gemeinschaftlichen Hohlraumsystem des Stockes zusammenhängen. Wir haben uns also hier vorzustellen, dass diese Kategorie von Individuen die dem Medusenkörper zukommenden Einrichtungen bis auf den Magen verloren hat (vergl. § 75).

Zahlreiche Verschiedenheiten bietet das Gastralsystem der Medusen (sowohl der Hydromedusen wie der Discophoren). Es nimmt stets die Concavität der Gallertscheibe ein, und besteht aus einem in Mitte dieser Fläche befindlichen Magen und davon ausgehenden Hohlräumen. Der erstere liegt entweder unmittelbar an jener Fläche, oder sitzt auf einem besonderen von dort vorspringenden, oft beträchtlichen Stiele. Dieses freie Vorragen eines sonst im Innern des Körpers geborgenen Organs erklärt sich aus der Differenzirung des Magens der Hydromedusen aus dem vordersten Körpertheile der Hydroïdpolypen, so dass er nicht ein einzelnes Organ vorstellt, sondern einen ganzen Leibesabschnitt repräsentirt. Die Mundöffnung ist meist von tentakelartigen Gebilden oder zipfelförmigen Verlängerungen der Magenwand umfasst, seltener führt sie zunächst in einen oesophagusartigen engeren Abschnitt. Bei den meisten Hydromedusen ist der Magen von dem hinter ihm liegenden Raume durch einen in seinem Grunde vorspringenden Wulst geschieden, dessen Contraction den Magenraum von dem übrigen Gastrovascularsystem ab-

schliesst. In der Gestalt und Ausdehnung des Magens besteht grosse Verschiedenheit. Weit über den Rand des glockenförmigen Schirmes ragt er bei den Sarsiaden vor. Vom Grunde des Magens oder von dem hinter diesem liegenden Raume entspringen die in der Subumbrella sich verbreitenden Hohlräume entweder als engere Canäle oder als weite taschenförmige Ausbuchtungen. Die engeren Canäle treten in radiärem Verlaufe (s. Fig. 43) zum Schirmrande, entweder einfach oder unter regelmässigen Ramificationen, und münden dort in einen Ringcanal, der bei manchen auch in die Randtentakel Fortsätze abschickt. Auf ihrem Wege zum Rande können die Radiärcanäle Ausbuchtungen darbieten, die mit dem Geschlechtsapparate in functioneller Verbindung stehen (s. § 96).



Fig. 43. Eine Thaumantias *A* von der Unterfläche, *B* auf dem Durchschnitte gesehen. In der Mitte des Körpers befindet sich der Magen, von dem die Radiärcanäle zum Ringcanale ausstrahlen.

Bei den Aeginiden wie bei den Discophoren geht die Magenhöhle unmittelbar in die radiären Erweiterungen über, welch' letztere von einfacheren Canälen sich ableiten. Zuweilen wechseln sogar engere Canäle mit weiteren Räumen ab. Die Canäle sind verästelt (Fig. 44 *gv*) oder bilden wie bei den Rhizostomeen ein peripherisches Netzwerk. Wie die Gallertsubstanz des Schirmes bei den Discophoren auch auf die Magenwand sich fortsetzt, ist der Magen vom übrigen Gastralsystem nicht sehr scharf geschieden. Seine Wandung setzt sich immer in armartige, in der Regel in gefaltete Membranen auslaufende Anhänge fort (Mundarme), welche die Mundöffnung zwischen sich fassen. Theilungen dieser Mundarme bedingen fernere Modificationen, die bis zu reich verzweigten Anhangsgebilden führen. Dieser Gestaltung entsprechend leiten dann zahlreiche allmählich sich vereinigende Rinnen zum Munde hin. Bei den Rhizostomeen bleibt der Mund nur in einer frühen Periode offen, und verschliesst sich dann unter allmählichem Verwachsen der ihn begrenzenden »Arme«, an denen die Rinnen verzweigte Canäle bilden, die an den Enden

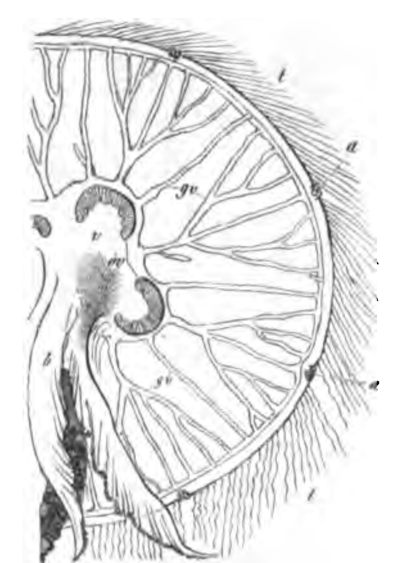


Fig. 44. Aurelia aurita, zur Hälfte von der Unterseite gesehen. *a* Randkörper. *t* Randtentakel. *b* Mundarme. *v* Magenhöhle. *gv* Canäle des Gastrovascularsystems, die sich gegen den Rand hin verzweigen und in einen Ringcanal zusammenfliessen. *ov* Ovarien.

der Armverästelungen mit vielen kleinen Oeffnungen münden (Polystomie).

In den Lucernarien stehen die Formzustände des Gastralsystems denen der Medusen sehr nahe. Ein von der concaven Fläche des Schirms vorragendes in vier Ecken ausgezogenes Rohr führt in einen weiten, in vier radiale Taschen fortgesetzten Raum, der in vier in den Stiel eindringende Canäle sich verlängern kann. Die vier Taschen entsprechen erweiterten Radiärcanälen, die, wie bei den Medusen, am Rande des Schirmes mit einander communiciren, wodurch ein Ringcanal vorgestellt wird. Bei andern ist dieses Verhalten dahin modificirt, dass der Magen sich röhrenförmig in den Körper fortsetzt, und an seinem in den Körperstiel ragenden Ende in Radiärcanäle übergeht, die unter Erweiterung gegen den Scheibenrand sich fortsetzen. An diese Form reiht sich noch das Verhalten des Gastrovascularsystems bei den Larven der Discophoren, den Scyphostomen, an.

§ 91.

Das Gastralsystem der Anthozoën erstreckt sich von der Mitte der Tentakel tragenden Körperfläche mit einem Schlundrohr ins Innere, und öffnet sich dort in die verdauende Cavität, von der aus Canäle seitlich am Schlunde emporlaufen, um in die Tentakel überzugehen. Durch die Weite dieser mit dem Magen zusammenhängenden Canäle wird das Zwischengewebe auf Scheidewände (*s*) reducirt, die in radiärer Anordnung von der Körperwand zur Schlundwand verlaufen. Die Canäle treten dadurch als um den Schlund gelagerte Kammern (*c*) auf, die in einen gemeinsamen Centralraum, die verdauende Cavität (*B*), zusammenfliessen und durch diesen mit dem Schlunde communiciren. Die Zahl dieser Kammern ist bei den Octactinien acht, bei den übrigen Anthozoën ist sie verschieden, richtet sich aber nach demselben Zahlengesetze, welches auch in anderen Organisationsverhältnissen, wie z. B. in der Tentakelzahl sich ausspricht. Die Septa des Gastralapparates setzen sich gewöhn-

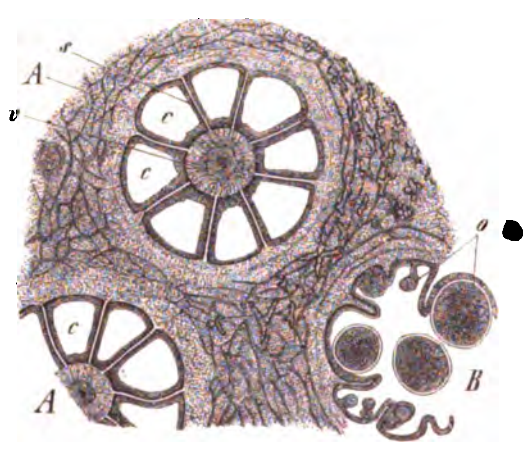


Fig. 45. Querschnitt durch einen Theil des Stockes von Alcyonium, wobei zwei Individuen *A A* nahe unter ihrer Einsenkung in das Cönenchym ein drittes, *B* etwas tiefer durchschnitten wurde. *v* Schlundwand. *c* Radialcanäle (Kammern der Leibeshöhle). *s* Septa. *o* Eier. Von dem von Canälen durchzogenen Cönenchym ist ein Theil mit den Kalkkörpern dargestellt.

lich noch eine Strecke weit an der Magenwand fort, um als bandförmige Streifen oder Wülste auszulaufen. Bei Verkalkung der Stöcke entstehen von der Wand her, zwischen den Gastrallamellen, also interradial einwachsende Lamellen (Sternleisten).

Bei den stockbildenden Anthozoën steht die verdauende Centralhöhle jeder Person mit einem das Cönenchym durchziehenden Canalsystem (Fig. 45) in Verbindung, wodurch alle Individuen unter sich zusammenhängen. Dieses Canalsystem bildet ein Netzwerk von weiteren und engeren Röhren zur Vertheilung der ernährenden Flüssigkeit im Stocke. An den Stöcken der Octactinien findet an einer Stelle des gemeinsamen Stammes eine Vereinigung zahlreicher Canäle zu einem weiteren Raume statt, von dem eine Oeffnung nach aussen führt, die wahrscheinlich zur Regulirung der Zu- und Abfuhr des den Gastralapparat durchströmenden Wassers dient (Pennatula, Renilla). Eine ähnliche Oeffnung ist auch bei Cereanthus beobachtet; sie entspricht dem Porus der Hydren, wie dort am aboralen Körperende gelagert. Diese dem Gastralsystem die Bedeutung eines Wassergefässsystems verleihenden Einrichtungen sind bei manchen Anthozoën (Korallen) in Form von feinen, über die Oberfläche der Stöcke zerstreuten Poren vorhanden, die nur im Momente ihrer Function — beim Auslassen von Wasser — erkennbar sind. Aehnliche Oeffnungen finden sich auch an den Tentakelspitzen mancher Actinien etc. Alle diese Einrichtungen erinnern an die Dermalporen der Schwämme.

Bei Pennatuliden und Alcyoniden (Sarcophyton) erscheinen einzelne, zuweilen zahlreiche Personen eines Stockes in minderer Ausbildung, und dürften die Function der Nahrungsaufnahme verloren haben. Ob sie an der Wasseraufnahme betheiligt sind, bedarf des Nachweises.

§ 92.

Bei den Ctenophoren weicht das ernährende Hohlraumsystem nur in Einzelheiten ab. Eine bei den Beroïden sehr weite, bei den übrigen engere Magenhöhle senkt sich in den Körper in der Richtung von dessen Längsaxe ein und geht mit einem durch Muskulatur verschliessbaren spaltartigen Verbindungscanal in einen als »Trichter« bezeichneten Raum über. Vom Trichter entspringen radiäre (s. Fig. 46), zu den die Wimperreihen tragenden »Rippen« verlaufende Canäle. Am Mundende der Beroïden und Callianiriden senken sich die Radialcanäle in einen Ringcanal ein. Dieser nimmt auch bei den letzteren zwei an den Seiten der Magenwand herabverlaufende

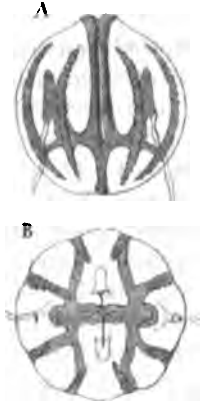


Fig. 46. Ansicht des Gastrovascularapparates einer Cydippe. *A* Von der Seite, die Mundöffnung nach oben gewendet. *B* Vom Mundpole aus.

Canäle auf, die gleichfalls aus dem Trichter entspringen. Bei den Cydippiden sind diese von ansehnlicher Weite und geben den Anschein eines den Magen umgebenden gemeinsamen Raumes. Endlich gehen zwar nicht direct vom Trichter, aber doch von den aus demselben entspringenden Canälen zwei kürzere Canäle ab, die mit verschliessbaren Oeffnungen zur Seite der »Polfelder« (vergl. S. 118) ausmünden. Sie sind in diagonaler Stellung und vermitteln eine zweite Communication des Gastrovascularapparates mit dem umgebenden Wasser.

Von dieser Anordnung des Canalsystems bilden sich einzelne von der Körperform beherrschte Modificationen. Auch Verzweigungen einzelner Canalgruppen finden sich. So bilden die Radialcanäle seitliche bei Beroïden verästelte Ausbuchtungen, welche auch bei den anderen in beschränkterem Vorkommen mit dem Geschlechtsapparate in Verbindung stehen.

§ 93.

Einigen Abtheilungen der Acalephen kommen fadenförmige, in die Centralhöhle des Gastrovascularapparates einragende Gebilde zu, die Gastralfilamente (wenig passend Mesenterialfilamente benannt). Sie finden sich so bei den Lucernarien und Discophoren. Bei den letzteren bilden sie in Ausbuchtungen jener Höhle sitzende Büschel von Fäden, welche wurmförmige Bewegungen vollführen. Aehnlich erscheinen sie bei den Lucernarien, indess sie bei den Anthozoën andere Verhältnisse darbieten. An dem freien gegen die Gastralhöhle gekehrten Rande der Septa verlaufen nämlich wulstförmige, reich mit Nesselzellen durchsetzte Vorsprünge herab, die selten in fadenförmige Gebilde übergehen, und zuweilen nur auf zwei der Septa beschränkt sind (Tubipora). Ueber die Function dieser sehr frühzeitig differenzirten Organe liegen keine Thatsachen vor.

Obwohl drüsige Anhangsgebilde der verdauenden Cavität bei den Cölenteraten nicht differenzirt zu sein scheinen, so besteht doch eine hieher zu rechnende Einrichtung, welche als Andeutung eines secernirenden Apparates — vielleicht der Leber höherer Thiere analog — angesehen werden darf. Es ist das die bei vielen Cölenteraten vorhandene, durch verschiedene Färbung ausgezeichnete Epithelauskleidung des Magens. Pigmentirte Zellen sitzen in Längsreihen, meist auf den vorspringenden Faltungen der Magenwand bei Anthozoën, auch bei Hydromedusen, und hier, sogar in der Polypenform (z. B. bei Tubularien) ausgeprägt, bilden sie deutliche wulstartige Längsreihen im Grunde der verdauenden Cavität der Ernährungsindividuen der Siphonophoren. Von besonderer Differenzirung erscheint ein wohl dem einzigen grossen Magen der Velellen zugehöriges Netz von »Lebercanälen«, welches an der Unterfläche der Scheibe sich findet.

Geschlechtsorgane.

§ 94.

Die geschlechtliche Differenzirung ist unter den Cölenteraten noch nicht der ausschliessliche Factor der Fortpflanzung, da vielfache Formen einer ungeschlechtlichen Vermehrung (s. oben § 73—77) bestehen. Die Bildung von Geschlechtsproducten ist allgemein nachgewiesen, knüpft sich aber noch nicht durchgehend an discrete Organe, sondern erscheint als eine erst allmählich sich localisirende Function. Unter den Spongien wird das Entoderm als die Keimstätte der Zeugungsstoffe angegeben, doch scheint unter den mit einem Mesoderm ausgestatteten Poriferen diese Schichte des Körpers als der Sitz jener Differenzirung. Am genauesten sind die Eier gekannt, die aus den im Mesoderm befindlichen Zellen hervorgehen, vielleicht aus Entodermzellen die dorthin einwanderten. Ausser hierauf bezüglichen directen Angaben kommen hiebei auch die unten für Hydroïden bestehenden Verhältnisse in Betracht. Die männlichen Zeugungsstoffe sind weniger verbreitet beobachtet. Das Entoderm wird auch für Samenzellen als Bildungsstätte angegeben, aber das Vorkommen von Spermamassen im Mesoderm ist für Halisarca erwiesen, zugleich mit dem Bestehen einer geschlechtlichen Trennung der Stöcke.

§ 95.

Unter den Acalephen ist die Bildungsstätte der Geschlechtsstoffe, die im Allgemeinen in der Wandung der verdauenden Cavität oder den davon ausgehenden Hohlräumen sich findet, am genauesten bei den Hydroïden erkannt. Das Material zu den beiderlei Geschlechtsproducten wird jedoch von differenten Schichten des Körpers geliefert, welcher Befund wegen seiner fundamentalen Bedeutung eine genaue Darstellung verdient. Den ersten, indifferenten Zustand repräsentiren Ausbuchtungen der Körperwand in Gestalt von Knospen, die eine Fortsetzung der Gastralhöhle umschliessen, und aus Ectoderm und Entoderm gebildet sind. Von den Zellen des Entoderms (*a*) der sich vergrössernden Knospen (Fig. 47. *A B*) ist eine Anzahl gewachsen und unterscheidet sich durch bedeu-

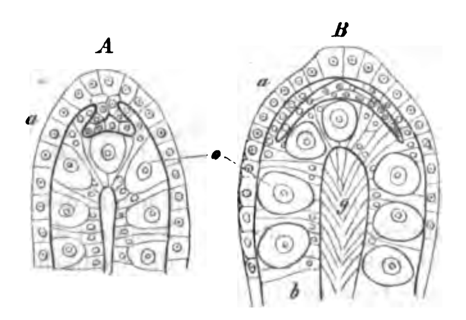


Fig. 47. Zwei weibliche Geschlechtsknospen von **Hydractinia echinata.** *a* Ectoderm. *b* Entoderm. *g* Gastralhöhle. *o* Eikeime. In *A* ist die Ectodermwucherung ins Endoderm im Beginne. In *B* ist die Abschnürung der Ectodermwucherung erfolgt. (Nach Ed. van Beneden.)

tenderes Volumen von den übrigen Entodermzellen, welche die Gastralhöhle (g) begrenzen. Die vergrösserten, gegen das Ectoderm gedrängten Zellen stellen die Eikeime (o) vor. Sie bilden allmählich eine anscheinend zwischen Ectoderm und Entoderm gelagerte Zellschichte und lassen die ganze Knospe als Ovarium erscheinen. Während dieser Differenzirungsvorgänge am Entoderm ist vom Ectoderm her an der Spitze der Knospe eine Wucherung der Zellen nach innen zu eingetreten (A), und indem diese Zellen vom Ectoderm sich abschnüren (B), bilden sie eine die Ovarialschichte umwachsende dünne Lamelle, welcher jedoch nur bei einer anderen Art von Knospen eine höhere Function zukommt.

In den männlichen Knospen ist nämlich das gleiche Verhalten bezüglich des Ectoderms wahrzunehmen, während das Entoderm keine Veränderung erleidet, und ohne Differenzirung von Eikeimen eine die Gastralhöhle auskleidende Zellschichte bildet. Die Ectoderm-Einsenkung kommt zu voluminöser Entfaltung, und bildet, abgeschnürt, eine zwischen Ectoderm und Entoderm sich ausdehnende Schichte (Fig. 48 *ABC*), deren

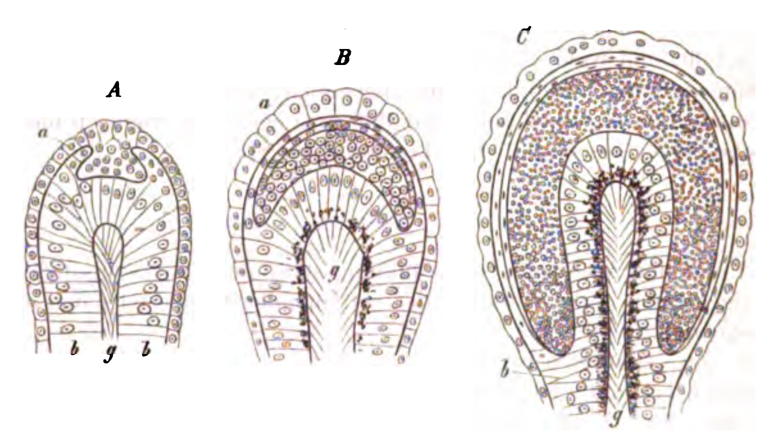


Fig. 48. Drei männliche Geschlechtsknospen von **Hydractinia echinata**. *A* Hoden, übrige Bezeichnung wie in Fig. 47. (Nach Ed. van Beneden.)

Zellen später die Formelemente des Sperma hervorgehen lassen. Somit entstehen hier aus dem Ectoderm die männlichen Zeugungsstoffe, wie bei der andern Art Knospen die weiblichen aus dem Entoderm gebildet wurden. Da auch bei den weiblichen Knospen eine Einsenkung des Ectoderm stattfindet, könnte daraus eine ursprüngliche Zwitterbildung zu folgern sein. In wiefern diese Sonderung der Genese der Geschlechtsproducte nach den beiden Körperschichten auch den übrigen Acalephen zukommt, ist noch unermittelt. Wenn das Entoderm für beiderlei Producte die Bildungsschichte abzugeben scheint, so ist dabei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sehr frühzeitig Uebertritte von Elementen der anderen Körperschichte erfolgt sind. Wie eine Ausnahme erscheint das Verhalten von Hydra, bei der die Geschlechtsproducte in äusseren knospenartigen

Bildungen, Sonderungen des Ectoderms, entstehen. Sehr allgemein erscheint unter den Hydromedusen eine Trennung der Geschlechter auf verschiedene Personen nicht nur, sondern auch auf verschiedene Stöcke, und nur bei den Siphonophoren sind hermaphroditische Stöcke die Regel, die auch ihre Ausnahmen besitzt. Die Geschlechtsproducte verursachen an den Körpertheilen, an denen sie sich bilden, mehr oder minder bedeutende Anschwellungen, die aber nur zur Zeit der Production jener Stoffe bestehen und somit als »temporäre Organe« betrachtet werden können.

In den Formverhältnissen der die Geschlechtsproducte bergenden Theile ergeben sich beträchtliche, aber durch zahlreiche Uebergänge verbundene Eigenthümlichkeiten. Bei den freiwerdende Medusen erzeugenden Hydroïdenstöcken (vergl. § 74) erscheinen die ersteren als die Träger der Geschlechtsorgane; die Medusen stellen die Geschlechtsthiere der betreffenden Hydroïdpolypen vor, und bringen entweder an der Magenwand oder an den Radialcanälen, oder endlich auch am Ringcanale Samen oder Eier hervor. Bei einigen erfolgt diese Production erst lange Zeit nach der Ablösung vom Hydroïdenstocke, bei anderen tritt sie früher auf, und daran reihen sich endlich solche, bei denen die Bildung von Zeugungsstoffen noch während des Festsitzens am Hydroïdenstocke statt hat. Hieran reihen sich dann jene Zustände, wo es gar nicht mehr zur Ablösung der Meduse kommt, die dann zugleich nicht mehr vollständig sich ausbildet. Alle jene Organe, welche bei der freien selbständigen Lebensweise in Function stehen, Mund, Magenhöhle, Tentakel, Glocke etc. erscheinen in Stadien der Verkümmerung. Es sind medusoïde Knospen, in denen die Geschlechtsproducte entstehen. Bei Anderen ging die medusoïde Gestalt gänzlich verloren und dann erschienen am Hydroïdenstocke einfache Gebilde als Geschlechtskapseln, in welche höchstens noch ein Gastralfortsatz einragt. Das sind die oben beschriebenen Bildungen. Diese Geschlechtsgemmen entstehen wie die Medusiformen und die Medusen selbst, bald am gemeinsamen Stocke, bald im Polypenkörper, oft nur an bestimmten Stellen des letztern, wie z. B. bei den Tubularien, zwischen äusserem und innerem Tentakelkranze. In den Fällen der Rückbildung der proliferirenden Polypen werden die Geschlechtsknospen immer von denselben Gehäusen umschlossen, wie sie für die Polypen selbst bestehen. So lässt sich die Erscheinung der Sprossung von Medusen bis zu einer Stufe zurückverfolgen, auf der die Sprosse wie ein blosses Generationsorgan des Hydroïdenstockes erscheint.

Aehnlich den Hydroïdpolypen verhalten sich die Siphonophoren, bei denen die Bildung von geschlechtlich entwickelten Thieren nach dem Medusentypus mit dem gleichartigen Bestehen anderer medusiformen Personen die als Generationswechsel bezeichnete Erscheinung bei den Hydroïden als eine Arbeitstheilung erklären hilft. Bei einem Theile der Siphonophoren bilden sich die Geschlechtsthiere zu freiwerdenden Medusen aus, in deren Magenwand die Keimproducte entstehen (Velella — Chrysomitra). Die meisten übrigen besitzen nur medusiforme Gemmen

in den verschiedensten Stadien der Rückbildung (vergl. Fig. 33. *B. g. E.*). Der Magen der Meduse wird allmählich nur durch die Geschlechtsorgane repräsentirt und die Medusenglocke verkümmert zu einer blossen Umhüllung der letzteren. So finden sie sich bald vereinzelt (Diphyïden), bald zu traubenartigen Büscheln gruppirt (Physophoriden) am Stamme des Stockes oder auch an bestimmten Personen desselben.

Ed. van Beneden, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bull. Acad. Belg. 2me Sér. T. XXXVII. 5. — G. Koch, Morph. Jahrb. Bd. II. S. 83.

§ 96.

Wie bei den Medusen der Hydroïdpolypen und der Siphonophoren die Wand des Gastrovascularsystems die Bildungsstätte der Keimstoffe vorstellt, so trifft sich dasselbe auch bei jenen Medusen, die keine Beziehungen zu Hydroïden mehr besitzen. Meist sind es die Radiärcanäle (Aequoriden) oder die taschenförmigen Ausbuchtungen des Magens (Aeginiden, an denen die Zeugungsstoffe entstehen. Bei grösserer Enge der Canäle bilden jene frei vorragende Ausbuchtungen, die, bedeutender entwickelt, sogar krausenartige Falten vorstellen. Blattförmige Ausbreitungen der Radialcanäle entstehen mit der Bildung der Zeugungsstoffe bei den Geryoniden. Bei allen gibt die untere, dem Schirme abgewendete Wand der Canäle die Keimstätte ab (Fig. 35. *g*). Die Entleerung der Keimstoffe erfolgt theils nach innen durch den Magen, theils erfolgt sie durch eine Ruptur des Gewebes nach aussen.

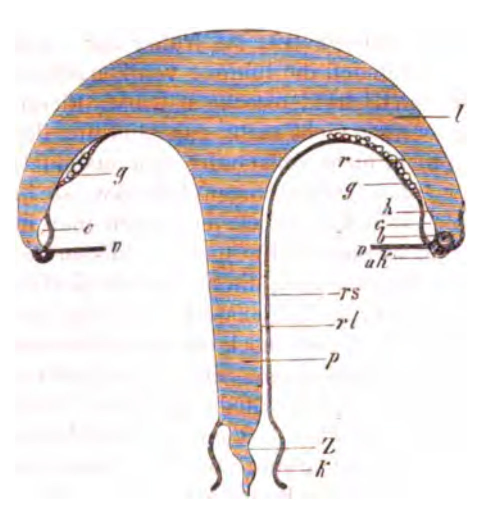


Fig. 49. Schema eines radialen Verticalschnittes durch eine geschlechtsreife Geryonide (Carmarina hastata), rechts durch einen Radialcanal in seiner ganzen Länge, links durch den Seitenflügel eines Genitalblattes in einer interradialen Ebene geführt. *b* Randbläschen. *c* Ringgefäss. *g* Geschlechtsproducte. *h* Mantelspange. *k* Magen. *l* Gallertschirm. *p* Magenstiel. *r* Radiärcanal. *rl* innere, *rs* äussere Wand desselben. *uk* Knorpelring. *v* Velum. *Z* zungenförmiger Fortsatz. (Nach E. Häckel.)

Bei den Discophoren treten die Geschlechtsorgane immer in ganz gleichen Beziehungen auf und ihre Lagerungs- und Formverhältnisse sind viel weniger mannichfach. Sie bestehen aus vier oder acht halbmondförmig gebogenen und rosettenartig auf der Unterfläche des Schirmes angeordneten Krausen (s. oben Fig. 44. *ov*), welche aus Ausbuchtungen

des Gastrovascularsystems hervorgehen. Sie liegen entweder in Vertiefungen der Unterfläche der Scheibe geborgen oder hängen, oft in vielfachen Faltungen, frei hervor.

Die Lucernarien zeigen die Geschlechtsorgane in Form von acht radiär gestellten Längswülsten an dem der Subumbrella der Medusen entsprechenden Körpertheile, von wo sie in die Taschen des Gastrovascularraumes Vorsprünge bilden. Sie repräsentiren dadurch eine Mittelform zwischen dem Verhalten der Hydromedusen und der Discophoren.

§ 97.

Die Geschlechtsorgane der Anthozoën sind in ziemlicher Uebereinstimmung im Zusammenhang mit der Gastralhöhle zu finden, so dass die Zeugungsstoffe durch den Schlund nach aussen gelangen. Allgemein fungiren die Septa der Gastralräume, oder deren in den centralen Magenraum sich fortsetzende Leisten als solche Organe. Bei den Alcyonarien entstehen die Geschlechtsproducte am freien Rand jener Leisten, bald im Magen bald weiter entfernt im Grunde des Gastralraumes; zwei Septa bleiben steril. Sie sind durch Besatz mit den oben (S. 126 erwähnten Wülsten ausgezeichnet, die sich weit herab erstrecken. Auch die übrigen Leisten sind keineswegs immer Träger der Geschlechtsproducte, denn bei vielen Alcyonarien kommen sie nur an vier oder sogar an zwei Leisten vor. Bei den Actinien bilden sich die Geschlechtsproducte im Innern der Gastralleisten. Aehnlich verhalten sich auch die Antipatharia (Gerardia). Ebenso können die Madreporinen hieher bezogen werden, insofern hier die Geschlechtsproducte in jenen in den Grund der Gastralhöhle weit vorspringenden Leisten entstehen. Sie bilden hier an jeder der beiden Flächen der Leisten einen besonderen Vorsprung. (Astroides calycularis.)

Gewöhnlich sind die Geschlechter nach den Personen getrennt, doch sollen auch Zwitterbildungen vorkommen (Cerianthus). Bei den stockbildenden Formen sind bald diöcische bald monöcische Zustände beobachtet, indess diese Verhältnisse bei andern sehr wechselvoll sind (Corallium rubrum). Beim Bestehen eines Dimorphismus der Personen der Stöcke sind die ausgebildeteren Personen zugleich die geschlechtlich fungirenden indess die andern sich steril verhalten. Doch sind bei einigen Pennatuliden gerade nur den tentakellosen Personen die Geschlechtsorgane zugetheilt (Virgularia mirabilis).

§ 98.

Der peripherische Abschnitt des Gastralsystems repräsentirt bei den Ctenophoren die Keimstätte. Von den längs der Schwimmblättchenreihen verlaufenden Canälen entwickeln sich seitliche, blindsackartige Ausstülpungen, in denen Samen oder Eier entstehen. Die eine Seite eines Radialcanals ist mit Eifollikeln, die andere mit Hodenläppchen besetzt. Die

Zwitterbildung wiederholt sich somit für jedes radiale Körpersegment. Das Gastralsystem dient zur Ausleitung. Es ist also ein mit einem Theil der Anthozoën völlig übereinstimmendes Verhalten erkennbar, und indem man die zwischen zwei Radialcanälen gelegene Leibessubstanz einem Septum der Anthozoën vergleicht, findet man auch die Vertheilung der Keimstätten beiderlei Geschlechter unter denselben Beziehungen wie bei hermaphroditischen Anthozoën.

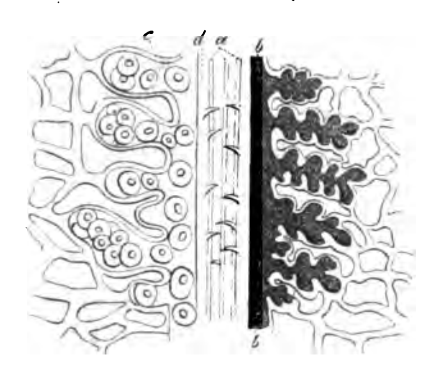


Fig. 50. Geschlechtsorgane von Beroe rufescens in ihrem Verhalten zu einer Strecke des Radialcanals. *a* längs des Canals (*d*) verlaufende Streifen (Muskeln?). *b* Samenerzeugende Seite. *c* Ovarialseite mit Eiern. (Nach WILL.)

Die Eier der Cölenteraten entbehren in der Regel der besonderen Hüllbildungen, und wie bei den Schwämmen erscheint auch noch bei den Eiern mancher Hydroïden (z. B. Hydra) ein Gestaltwechsel in Folge amöboider Bewegungen. Die Samenelemente sind bei den Acalephen aus einem Köpfchen mit beweglichem Anhange.

Dritter Abschnitt.

Würmer.

Allgemeine Uebersicht.

§ 99.

In dieser Abtheilung vereinigen wir eine grosse Anzahl mehr oder minder verwandter Thierformen, deren Körper mit der Ausbildung der Längsaxe eine Differenzirung der Queraxen aufweist. Vorder- und Hinter-Körperende sind daher ebensowohl als Dorsal- und Ventralfläche unterschieden. Das Bestehen zweier Antimeren bildet einen Gegensatz zu den Cölenteraten. Der Körper ist einheitlich, oder in Metameren getheilt, die bei den einfacheren Formen sich gleichartig verhalten, in höheren Abtheilungen Differenzirungen eingehen.

Ob diese Abtheilung einen gemeinsamen Stamm vorstellt ist nicht erwiesen. Zahlreiche, nur durch einzelne Formen repräsentirte kleine Gruppen weisen jedenfalls auf eine bedeutende Divergenz, die noch weiter darin sich kundgibt, dass fast alle höheren Thierstämme in näheren oder entfernteren Anschluss an Wurmformen gebracht werden können.

Die einzelnen Abtheilungen der Würmer stelle ich nachfolgend zusammen. Sie könnten durch Herbeiziehung mancher isolirt stehenden Gattung noch beträchtlich erweitert werden. Eine derartige Vollständigkeit liegt jedoch unserem Zwecke fern.

I. Platyelminthes.
- Turbellaria.
  - Rhabdocoela.
    - Monocelis, Vortex, Mesostomum, Prostomum.
  - Dendrocoela.
    - Planaria, Leptoplana.
- Trematoda.
  - Distoma, Monostomum, Tristoma, Polystomum, Aspidogaster, Diplozoon, Gyrodactylus.

Cestoda[1]).

Caryophyllaeus, Ligula, Bothryocephalus, Taenia, Tetrarhynchus.

Nemertina (Rhynchocoela).

Pelagonemertes, Nemertes, Polia, Borlasia.

II. Nemathelminthes.

Nematodes.

Rhabditis, Dorylaimus, Strongylus, Ascaris.

Gordiacea.

Gordius, Mermis.

III. Chaethognathi[2]).

Sagitta.

IV. Acanthocephali.

Echinorhynchus.

V. Bryozoa[3]).

Phylactolaema.

Cristatella, Alcyonella, Lophopus, Plumatella.

Gymnolaema.

Crisia, Hornera, Alcyonidium, Flustra, Eschara.

VI. Rotatoria.

Hydatina, Notommata, Brachionus, Melicerta, Floscularia.

VII. Enteropneusti.

Balanoglossus.

VIII. Gephyrea[4]).

Inermes.

Sipunculus, Phascalosoma, Priapulus.

Chaetiferi.

Echiurus, Bonellia.

IX. Annulata[5]).

Hirudinea[6]),

Haemopis, Sanguisuga, Nephelis, Clepsine.

---

1) Die Cestoden bilden mit den Trematoden eine Abzweigung von einer gemeinsamen Form. Durch die verschiedene Art des Parasitismus ist die Organisationsdifferenz beider erklärbar. Manche Formen sind bezüglich ihrer Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Abtheilung zweifelhaft (Amphiptyches).

2) Die Chaetognathen sollen in dieser den Nemathelminthen folgenden Stellung keineswegs als diesen verwandt dargestellt werden, was ebenso für die Acanthocephalen gilt.

3) Den Bryozoën nahestehende Gattungen sind Pedicellina und Loxosoma, die mit den Bryozoën wohl zu einer Abtheilung vereinigt, ihnen aber nicht gut untergeordnet werden können.

4) Die Classe der Gephyreen umfasst selbst in ihren beiden Abtheilungen sehr divergente Formen.

5) Eigenthümliche den Annulaten verwandte aber sehr divergente Formen sind Tomopteris, Myzostoma und Polygordius. Letzterer vereinigt zugleich Charaktere von Nemertinen und Nematoden mit solchen der Anneliden.

6) Die den Hirudineen beigezählte Gattung Branchiobdella möchte ich den Anneliden, und zwar den Scoleinen zurechnen. Die Organisation dieses Wurmes enthält ausser den Saugnäpfen und Kiefern nichts Egelartiges, und jene Theile sind doch wohl nur durch Anpassung an die parasitische Lebensweise entstandene Bildungen.

Annelides.

Oligochaeta.

Scoleina.

Lumbricus, Chaetogaster, Nais.

Haliscolecina.

Polyophthalmus, Capitella.

Chaetopoda.

Vagantia.

Siphonostoma, Arenicola, Glycera, Nephthys, Phyllodoce, Alciope, Syllis, Nereis, Eunice, Amphinome, Aphrodite, Polynoë.

Tubicolae.

Amphitrite, Hermella, Terebella, Sabella, Serpula, Branchiomma.

Von noch nicht sicher bestimmbarer Stellung sind die Gattungen Neomenia und Chaetoderma, die wegen der grossen Bedeutung mancher bei ihnen bekannt gewordenen Organisationsverhältnisse hier nicht übergangen werden dürfen. Bei nicht unbedeutender Verschiedenheit ihres Baues erscheinen sie doch als unter einander näher verwandt und können den übrigen Abtheilungen der Würmer beigezählt werden. Ich vereinige sie daher zu einer Abtheilung, die ich als Solenogastres aufführe. Genaueres, namentlich über die Ontogenie, steht noch zu erwarten und dann erst wird ein sicheres Urtheil bezüglich ihrer Stellung möglich sein.

Literatur.

v. Baer, Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere. N. A. Acad. Leop. Carol. XIII. 1826. — Dujardin, Histoire nat. des Helminthes. Paris 1845. — van Beneden, Mémoire sur les vers intestinaux. 1861. — Leuckart, R., Die menschlichen Parasiten. Leipzig und Heidelberg. I. II. 1863—76. — Claparède, Beobachtungen über Anatomie und Entwickelungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig 1863.

Ueber einzelne Abtheilungen.

Plattwürmer: Dugès, Recherches sur l'organisation et les moeurs des Planaires. Ann. sc. nat. Sér. I. T. XV. Auch Isis 1830. — Nordmann, A. v., Micrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Erstes Heft. Berlin 1832. — Quatrefages, A. de, Mémoire sur quelques Planaries marines. Ann. sc. nat. Ser. 3. T. IV. — Derselbe, Sur la famille des Némertines. ibidem. T. VI. — Schmidt, O., Die rhabdocölen Strudelwürmer. Jena 1848. — Derselbe, Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer. Jena 1848. — Derselbe, Ueber Rhabdocölen. Wiener Sitzungsber. Math. Naturw. Classe. Bd. IX. S. 23. — Derselbe, Ueber Dendrocölen. Z. Z. X. XI. — van Beneden, Les vers cestoides. Mémoires de l'Academie de Bruxelles. XXV. 1850. — Derselbe, Recherches sur la faune littorale de Belgique, Turbellariés. ibid. XXII. 1860. — Leuckart, Mesostomum Ehrenbergii. Arch. f. Nat. 1852. S. 234. — Schultze, M., Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswalde 1851. — Derselbe, Ueber die Microstomeen. Arch. f. Nat. 1849. S. 280. — Wagener, G., Die Entwickelung der Cestoden. N. A. L. C. T. XXIV. Supplement 1854. — Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Haarlem 1857. — Stieda,

Beitr. z. Anat. v. Bothryocephalus. Arch. f. Anat. 1864. — Sommer u. Landois, Beitr. z. Anat. d. Plattwürmer. Z. f. w. Z. 1872. — Schneider, A., Ueber Plathelminthen. Giessen 1873. — Zeller, E., Ueb. Polyst. integerr. Z. f. w. Zool. XXII. S. 1. XXVII. S. 238. — Derselbe, Ueber Leucochlorid. paradox. ibid. XXIV. S. 564. — Sommer, Ueber d. Bau v. Taenia mediocanellata etc. Z. f. w. Z. XXIV. S. 499. — Moseley, H. N., On the anatomy and histol. of the Land-Planarians of Ceylon. Transact. Royal. Soc. London 1874. — M'Intosh, C., Structure of British Nemerteans. Edinb. Royal. Soc. XXV. II. S. 305. — Hubrecht, Unters. üb. Nemertinen. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. II. — Graff, L., Zur Kenntniss der Turbellarien. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXIV.

Nemathelminthen: Cloquet, Anatomie des vers intestinaux. Paris 1824. — Eberth, Untersuchungen über Nematoden. Leipzig 1863. — Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. — Bastian, Monograph on the auguillulidae. Transact. Linn. Soc. Vol. XXV. P. II. 1865. — Grenacher, Zur Anatomie der Gattung Gordius. Z. f. w. Z. XVIII. S. 322. — Claus, Ueber Leptodera appendiculata. Marburg und Leipzig 1869. — Bütschli, Beitr. z. Kenntn. der freilebenden Nematoden. Nov. Act. Leop. Car. XXXVI. — Derselbe, Z. f. w. Z. XXIV. S. 364. — Derselbe, Abhandl. d. Senkenb. Ges. IX.

Chaetognathen: Krohn, Anatomisch-physiologische Beobachtungen über die Sagitta bipunctata. Hamburg (1844). — Derselbe, Nachträgliche Bemerkungen dazu. Arch. f. Nat. 1853. — Wilms, Observationes de Sagitta. Diss. Berol. 1846.

Bryozoen: van Beneden, Recherches sur l'anatomie, la physiologie et l'embryogénie des bryozoaires. Mémoires de l'academie royale de Belgique. — 1845 et suite. Derselbe, Recherches sur les Bryozaires fluviatiles de Belgique. ibid. 1847. — Derselbe und Dumortier, Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce. ibid. 1850. — Allmann, A monograph of the freshwater Polyzoa. London 1856. (R. R.) — H. Nitsche, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der phylactolämen Süsswasserbryozoën. Arch. f. Anat. u. Phys. 1868. S. 465. — Derselbe, Beiträge z. Kenntn. d. Bryozoën. Zeitschr. f. Zool. XX. XXI. XXIV. — Vogt, C., Sur le Loxosoma. Arch. de Zool. exp. Vol. V.

Rotatoria: Ehrenberg, Die Infusionsthierchen etc. — Leydig, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Lacinularia socialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. III. S. 452. — Derselbe, Ueber Bau und systematische Stellung der Räderthiere. ibid. VI. S. 1. — Huxley, Quart. Journ. of microsc. Sc. 1852. — Cohn, F., Zeitschr. f. w. Zool. VIII. S. 431. IX. S. 284. XII. S. 197.

Enteropneusti: Kowalevsky, Mémoires de l'Academie de St. Petersbourg. Ser. 7. T. X. No. 3. — Agassiz, A., Mem. Amer. Acad. IX.

Gephyrea: Grube, Versuch einer Anatomie des Sipunculus nudus. A. A. Ph. 1837. S. 237. — Krohn, Ueber Thalassema. Arch. f. Anat. u. Phys. 1842. — Quatrefages, A. de, Mémoire sur l'Echiure. Ann. sc. nat. 3. Ser. T. VII. — Müller, M., Observationes anatomicae de vermibus quibusdam maritimis. Berolini 1852. — Schmarda, Zur Naturgeschichte der Adria. Wien. Denkschrift math. naturw. Cl. Bd. 3. 1852. — Lacaze Duthiers, H., Recherches sur la Bonnellia. Ann. sc. nat. 4. Sér. T. X. — Theel, H., Rech. s. l. Phascolion. K. Vet. Acad. Handl. XIV.

Annulata: Audouin et Milne-Edwards, Classification des Annelides et description des celles qui habitent les côtes de la France. Ann. sc. nat. T. XXVII—XXX. 1832—33. — Milne-Edwards' Artikel: Annelides in Todd's Cyclopaedia. I. 1835. — Grube, De Pleione carunculata. Regiomonti 1837. — Derselbe, Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. Königsberg 1838. — Derselbe, Die Familien der Anneliden. Arch. f. Naturgesch. 1850. — Quatrefages, Études sur les types inférieures de l'embranchement des annélés. Ann. sc. nat. Sér. 3. Tomes X. XII. XIII. XIV. XVIII. 1828—52. (Die Resultate sind in »Histoire nat. des Annelés« desselben Autors wiedergegeben.) — Leydig. Zur Anatomie von Piscicola geometrica. Zeitschr. f. w. Zool. I. — Derselbe, Ueber Phreoryctes Menkeanus.

Arch. f. microscopische Anatomie. I. — BUCHHOLZ, Beiträge zur Anatomie der Gattung Enchytraeus. Königsberger Physikal.-Oekonom. Schriften. III. 1862. — CLAPARÈDE, Recherches anatomiques sur les Annélides etc. Genève 1861. — Derselbe, Recherches anatomiques sur les Oligochètes. Genève 1862. — Derselbe, Glanures zootomiques parmi les Annélides. Genève 1864. — Derselbe, Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle 1868. Supplement 1870. — Derselbe, Histolog. Untersuchungen über d. Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIX. — PERRIER, E., Études sur l'organis. des Lombriciens terrestres. Arch. de Zool. III. — GREEFF, A., Unters. über die Alciopiden. N. Acta Ac. Leop. Carol. XXXIX.

Solenogastres: TULLBERG, P., Neomenia a new Genus of invertebrate animals. Bihang till. K. Svenska vet. acad. Handlinger. III. — GRAFF, L., Anat. v. Chaetoderma nitid. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXVI. — Derselbe. Ueber Neomenia u. Chätoderma. ibid. Bd. XXVIII.

Körperform.

§ 100.

Die bei dem grössten Theile der Cölenteraten bestehende radiäre Körperform ist bei den Würmern nirgends ausgeprägt. An ihre Stelle ist die eudipleure Form getreten, die meist als bilaterale Symmetrie bezeichnet wird. (Vergl. oben S. 62.) Sie waltet von nun an in allen Abtheilungen des Thierreiches. Obgleich in einzelnen Zuständen, z. B. bei der Scolexform vieler Cestoden jene Sonderung der Nebenaxen nicht ausgesprochen ist, und daraus ein an die Cölenteraten anschliessendes Verhalten gefolgert werden könnte, so stehe ich doch nicht an, jenen Zustand als einen in der Abtheilung der Cestoden erworbenen anzusehen, da die Cestoden erst von solchen Formen sich ableiten lassen, die bereits, wie die übrigen Plattwürmer, die eudipleure Grundform besassen. Jene in gleichmässiger Ausbildung der Nebenaxen beruhende Modification erklärt sich zugleich aus dem Aufgeben der Locomotion und dem Festheften des Körpers mit einer einem Pole der Hauptaxe entsprechenden Stelle des Leibes.

Am oralen Pol der Hauptaxe ist meist ein Kopf unterscheidbar, an welchem die in der Regel etwas ventralwärts gerückte Mundöffnung liegt. Am meisten trifft sich die Entfernung der Mundöffnung am Kopfe bei den Plattwürmern, wo sie bei den Turbellarien sogar weit auf die Bauchfläche rücken kann. Das aborale Körperende ist Träger der Afteröffnung, die, wo sie besteht, in vorwiegend dorsaler Lagerung sich findet.

Bedeutende Modificationen erleidet die Körperform bei den festsitzenden Würmern. Hier zeigt sich die Gehäusebildung von umgestaltendem Einfluss, wie bei den Bryozoën. Das aborale Körperende, mit welchem die Befestigung stattfindet, kann nicht mehr die Afteröffnung tragen, die dem nicht vom Gehäuse umschlossenen vorderen Körpertheile genähert wird.

§ 101.

Eine andere innerhalb der Würmer zuerst auftretende Erscheinung betrifft die Gliederung des Körpers. Schon bei den Rotatorien ist der

hintere Leibesabschnitt in Anpassung an die Bewegung in eine Anzahl von Segmenten zerfällt. Darin ist eine Spur des in den höhern Abtheilungen bedeutungsvollen Zustandes zu erkennen. Bei den Cestoden trifft sich dieser weiter gebildet. Mit dem Wachsthum des Körpers in der Richtung der Hauptaxe äussert sich eine Differenzirung. Vorder- und Hintertheil des Leibes umschliessen nicht mehr die gleichen Organe. So enthält der hintere Leibesabschnitt der Caryophyllaeen ausschliesslich die Geschlechtsorgane. Bei Ligula ist dieser hintere Leibesabschnitt mit mehrfach sich wiederholenden Geschlechtsapparaten bedeutender entwickelt. Bei den Tänien differenziren sich solche Geschlechtsapparate am hintern Körperende in einer reicheren Folge und jeder bezügliche Abschnitt bildet sich, auch äusserlich allmählich abgegrenzt, zu einem Gliedstücke aus, das sich zu den übrigen als Metamer verhält (Fig. 51). So entsteht die Bandwurmkette, deren letzte Metameren je nach dem Grade ihrer Ausbildung sich ablösen (die sogenannten Proglottiden), um als bald mehr, bald minder selbständige Individuen zu erscheinen. Dieser Vorgang stellt sich somit als ein Sprossungsprocess dar, sein Product ist die Bandwurmkette; jedes einzelne Glied derselben erscheint als ein Metamer mit Bezug auf den Gesammtorganismus der Kette, ist aber als Person zu beurtheilen, da es zu einer selbständigen Existenz befähigt ist, deren Beschränkung sich aus der an Parasitismus angepassten Lebensform erklärt. Wie die bei den Cestoden erscheinende Metamerie des Körpers aus einer Sprossung abzuleiten ist, so ist die Sprossung selbst mit einem Längenwachsthum des Körpers im Zusammenhang. Sie bildet eine Zwischenstufe beider Erscheinungen. Es besteht somit kein sehr scharfer Gegensatz zwischen beiden. Wo die Metamerie weniger deutlich sich darstellt, wird sie mehr und mehr nur auf Längenwachsthum bezogen werden können.

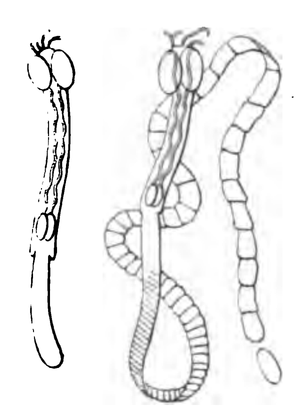


Fig. 51. 1. Bandwurm (Tetrarhynchus) in der ungeschlechtlichen Form (Amme). 2. Derselbe in gliederbildendem Zustande (Strobile), wobei die letzten Glieder (Proglottiden) einzeln sich ablösen. (Nach J. van Beneden.)

Viele Abtheilungen bieten Beispiele einer solchen unvollkommenen Metamerie. Sie ist angedeutet bei den Nemertinen in einzelnen Organsystemen. Auch bei den Gephyreen ist sie noch keineswegs allgemein, denn mehrere Organsysteme stehen noch ausserhalb ihres Bereiches. Dagegen herrscht sie unter den Annulaten allgemein und lässt den Organismus als einen vieltheiligen erscheinen. Sie ist hier nicht selten mit einer deutlichen Sprossung verbunden. In der Körperanlage erscheint in der Regel eine geringere Anzahl von Metameren als später entstehen. Die neugebildeten sind vor dem hintersten Segmente entstanden. Zahlreiche

Modificationen gehen aus einer Ausbildung einzelner Metameren hervor. Eine solche erscheint auch durch Concrescenz einer Summe von Metameren gegeben, wobei dann nur noch an einzelnen Organsystemen das ursprüngliche Verhalten angedeutet wird, und damit ergeben sich Zustände, die meist schwer von jenen anderen, die Metamerie erst im Beginne zeigenden, zu sondern sind. Mit der Ausbildung der Metamerie betritt der Organismus eine höhere Organisationsstufe, aber diese ist nicht der einzige hiezu führende Weg, vielmehr begegnen wir auch sonst immer zu höheren Abtheilungen leitenden Differenzirungen. Hieher gehört z. B. die schärfere Sonderung der Bauchfläche durch Ausbildung einer Rinne bei den Solenogastres (bei Chätoderma nur am hintern Körpertheile vorhanden) wodurch der erste Zustand der bei den niedersten Mollusken als Sohlfläche des Körpers erscheinenden Bildung repräsentirt erscheint.

§ 102.

Innerhalb einzelner kleinerer Abtheilungen kommt es zu mannichfachen andern Modificationen, die besonders bei entoparasitischen Plattwürmern von Anpassungen an veränderte äussere Lebensbedingungen abzuleiten sind. Als die bedeutendste dieser Modificationen ist die »Blasenform« anzusehen, welche in den Entwickelungskreis der Cestoden eingeschaltet, und in phylogenetischer Beziehung ebenso sicher aus einem Eintritte des Organismus in ihm ursprünglich fremde, abnorme Verhältnisse abzuleiten ist, wie der gesammte Parasitismus auf solche erst secundär erlangte Zustände zurückführt. Diese phylogenetische Beziehung stellt sich also in ihrer Begründung auf ursprünglich abnorme, dem sich daran anpassenden Organismus jedoch allmählich zu normalen Lebensbedingungen werdende äussere Verhältnisse, nicht in einen exclusiven Gegensatz zum ontogenetischen Verhalten, welches die Blasenform als einen Befund des normalen Entwickelungskreises erwiesen hat; vielmehr drückt ersteres Verhältniss nur einen erworbenen Zustand aus, der beim Fortbestande gleicher Bedingungen für gleichmässige Vererbung nach und nach zu einer gesetzmässigen Erscheinung sich gestaltete. Die einzelnen Formen knüpfen an die ersten Entwickelungszustände der Cestoden im Allgemeinen an. Der meist mit 3 Hakenpaaren ausgestattete Embryo zeigt in seinem Innern die Differenzirung eines Cestodenköpfchens (Fig. 52 *a*), welches nach vollendeter Ausbildung sich hervorstülpt, so dass die anfänglich äussere Umhüllung zu

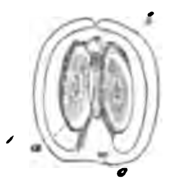


Fig. 52. Junge Taenia mit eingestülptem Kopfe. *a* Kopf. *b* Hülle. *c* Die sechs an einer Stelle der letzteren zurückgebliebenen Embryonalhäkchen. (Nach v. SIEBOLD.)

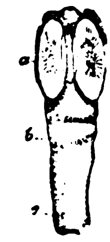


Fig. 53. Dieselbe Taenie in hervorgestülptem Zustande. Bezeichnung wie in voriger Figur. (Nach v. SIEBOLD.)

einem am Köpfchen sitzenden Körpertheile wird (Fig. 53 *b*). Bei der Cysticercusform bildet sich der Embryo zu einer mit Fluidum gefüllten Blase, an deren Wand das Köpfchen hervorsprosst. Mit der Ausstülpung des Köpfchens stellt die Blase einen Endanhang des Körpers vor (Fig. 54).

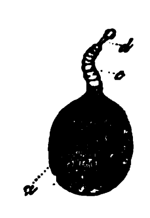


Fig. 54. Eine Finne (Cysticercus cellulosae) mit hervorgestülptem Kopfe (nat. Gr.). *a* Die mit Fluidum gefüllte Schwanzblase. *c* Der vordere Theil des Körpers. *d* Das Köpfchen. (Nach v. Siebold.)

Entsteht an der Blasenwand eine Mehrzahl von Sprossen, an denen hervorstülpbare Köpfchen sich differenziren, so bildet sich daraus die Cönurusform aus. Im Falle der Ablösung der Knospen ins Innere der Blase können sich dieselben zu neuen Blasenbildungen gestalten, an deren Wand derselbe Sprossungsprocess von Köpfchen sich fortsetzt und zu Systemen ineinandergeschachtelter Blasen führt, deren jüngste an ihren Innenwänden wieder Bandwurmköpfchen sprossen lassen. Dieser Zustand bildet die Echinococcusform.

Diese Sprossungsvorgänge lassen sich ungeachtet der Mannichfaltigkeit der Endproducte auf eine gemeinsame Grundform zurückführen. Sie stehen im Bereiche der Plattwürmer keineswegs unvermittelt da, indem bei nicht wenigen eine in manchen Punkten ähnliche ungeschlechtliche Vermehrung Platz greift. Am verbreitetsten ist sie unter den Trematoden, deren Embryo einen als »Keimschlauch« bekannten ungeschlechtlichen Zustand hervorgehen lässt. Das Körperparenchym dieser Keimschläuche differenzirt sich meist wieder zu gleichartigen Gebilden, in denen schliesslich die zur geschlechtsreifen Form sich ausbildenden, als »Cercarien« bekannten Larven entstehen. Die Verschiedenartigkeit der Formen der einzelnen Generationen scheint in den meisten Fällen durch Rückbildungen in Anpassung an die parasitische Lebensweise im Allgemeinen, wie im Speciellen an die Beziehungen zu verschiedenen Wirthen entstanden zu sein, sowie jene Lebensweise nicht minder die wieder als »Generationswechsel« bezeichnete, damit freilich in keiner Weise erklärte, Gesammterscheinung beherrscht.

§ 103.

Sprossungsvorgänge sind auch unter den Bryozoën verbreitet und führen zur Stockbildung. Die Sprossung geht wieder von der Leibeswand aus, wie bei anderen Würmern und den Cölenteraten. Je nachdem der Spross lateral verbleibt und mit dem Mutterthier den Boden theilt, oder bei Streckung des Körpers terminal vom Boden sich abhebt, entstehen flächenhaft ausgebreitete oder in die Höhe wachsende, ramificirte Cormi. Am Rande der flächenhaft ausgebreiteten Stöcke bilden die jüngsten Sprossen häufig die Anlagen für mehrere Individuen (Personen), die nach und nach sich von einander sondern. Wie bei der Entwickelung aus dem

Eie legt sich auch bei der Sprossbildung der vordere, die Tentakelkrone tragende Körpertheil im Inneren des das »Gehäuse« um sich bildenden hintern Körperabschnittes an. Man hat daraufhin beide Abschnitte in sehr ungerechtfertigter Weise als »Individuen« darzustellen versucht. Nicht alle Personen eines Bryozoënstockes gelangen zu gleich hoher Ausbildung. Bei manchen entwickeln sich nur einzelne dem Gehäuse und der Muskulatur angehörige Theile, und daraus gehen die sogenannten Avicularien (vogelkopfartigen Organe) hervor, die für den Stock als Greiforgane fungiren. In einer ferneren Modification entstehen die Vibracularien, lange, Bewegungen vollführende pfriemenartige Gebilde. Endlich können sogar einzelne Personen nur zur Aufnahme von Eiern dienen, und sogenannte Brutkapseln vorstellen. Daraus ergibt sich wieder ein Polymorphismus, der auf einer Theilung der physiologischen Arbeit des Stockes beruht.

Gliedmassen.

§ 104.

Die Gliedmassen erscheinen als activ bewegliche Fortsatzbildungen des Körpers, die je nach ihrer Beziehung zu letzterem und nach ihrer speciellen Ausbildung zu den verschiedensten Functionen in Verwendung kommen können. An dem den Kopf vorstellenden Körperabschnitte treten Fortsatzbildungen schon bei den Turbellarien auf. So entstehen bei vielen Planarien seitliche lappenartige Fortsätze als Tentakel oder Fühler, und bei anderen ist auch die Rückenfläche des Körpers durch ähnliche Fortsätze ausgezeichnet (Thysanozoon).

Während die parasitische Lebensweise der Trematoden, der Cestoden und vieler Nemathelminthen derartige Bildungen gänzlich zurücktreten lässt so treffen sie sich unter den freilebenden Annulaten wieder bedeutend entfaltet, und lassen die Macht des Einflusses der Aussenwelt auf den Organismus erkennen. Hier sind es besonders die Chätopoden, deren Kopftheil bald an den Seiten, bald auch median mit contractilen Tentakeln ausgestattet ist (Fig. 55 *tt'*). Diese sind entweder einfach, oder durch Segmentirung weiter differenzirt, oder auch durch secundäre Fortsätze ausgezeichnet. Durch Anpassung an die mannichfachsten Lebensverhältnisse in Gebilde mannichfacher Art umgewandelt, dienen sie vielerlei Verrichtungen.

Bei den röhrenbewohnenden Chätopoden, deren Kopftheil den mit dem umgebenden Medium zunächst in Beziehung tretenden Körperabschnitt vorstellt, sind die Fühler in mächtige Apparate umgewandelt. Sie bilden Büschel contractiler Fäden am Kopflappen, in einfachen oder mehrfachen Reihen (Terebellen [vergl. unten Fig. 79. *t*], Hermellen), oder sie sind mit der Entwickelung eines innern Gerüstes (Knorpel) in starre, auch mit secundären Aesten besetzte, federbuschartige Gebilde (Kiemen-

tentakel) übergegangen, die sowohl an der respiratorischen Function sich betheiligen, als auch bei Bewegung des Gesammtapparates für die Herbeischaffung der Nahrung thätig sind (Serpulaceen). Bei einem Theile ordnen sich diese Kiemenfühler auf zwei fächerförmig ausgebreitete Gruppen. Kurze, einfache Fäden, neben denen noch zwei sie überragende exquisite Fühler vorkommen, stellen sie bei Siphonostoma vor. Bei Andern zieht sich die Basis beider, am Rücken getrennter Hälften der Büschel in eine spiralig aufgerollte Leiste aus, auf welcher die einzelnen Fäden sich aufreihen (Sabellida). Mit dem Auftreten von Sehwerkzeugen an den einzelnen Fäden der Kiemenbüschel erscheint für diese Organe eine neue wichtige Beziehung (Branchiomma).

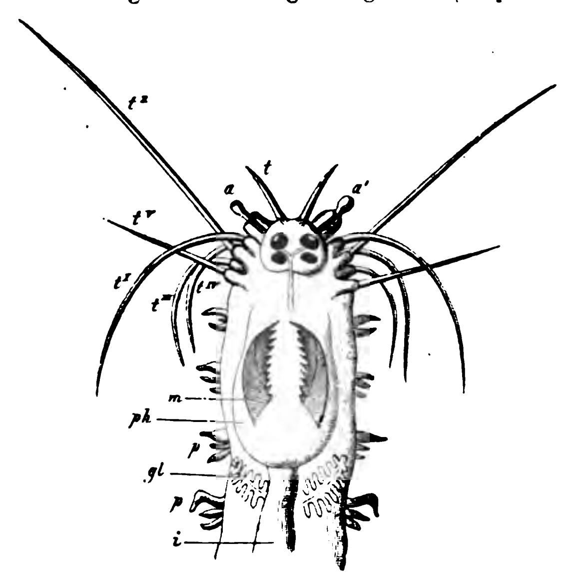


Fig. 55. Kopf von Nereis Dumerilii. *aa'* Taster. *t*, t^1, t^2, t^3, t^4, t^5 Fühler. *p* Fussstummeln. *ph* Schlundkopf. *m* Kiefer. *i* Speiseröhre. *gl* Drüsen. (Nach Claparède.)

Einzelne der Kiemenfäden erleiden noch andere Umwandlungen. Ein oder ein Paar der anfänglich gleichartigen Kiemententakel (Protula) hat bei einzelnen Sabelliden die respiratorische Function verloren und wandelt sich bei Anderen in kolbenförmige Gebilde um, von denen eines mächtiger entwickelt, als Deckel zum Verschluss der vom Thiere bewohnten Röhre verwendet wird. Bei Filigrana behält der Deckelstiel in seiner Fiederung einen Theil seiner ursprünglichen Eigenschaften. Die Fiederung kann aber verloren gehen (Serpula), und dann durchläuft die Entwickelung des Deckels jene bei Andern bleibenden Zustände. An diesem durch Anpassung entstandenen Apparate wird häufig noch eine verkalkte Schichte abgeschieden, welche das freie abgeplattete Ende scheibenförmig bedeckt. In einzelnen Fällen nimmt der erweiterte Deckelstiel die Eier auf und fungirt als Bruttasche (Spirorbis spirillum), so dass ein und dasselbe Organ eine Reihe der mannichfaltigsten, von seiner ursprünglichen Bedeutung weit abliegenden und durch gegebene äussere Verhältnisse erworbenen Beziehungen eingeht. Ausser den Fühlern finden sich bei den Chätopoden noch besondere kürzere, aber retractile Taster (Fig. 55 *a*) vor.

Diesen Gebilden reihen sich auch die Tentakel der Bryozoën an, als fadenförmige, von Cilien umsäumte und contractile Fortsätze einer scheibenförmigen oder lappenartig ausgezogenen Ausdehnung des Integumentes (Lophophor) am oralen Körperende. Die erstere Form des Lophophor ist die verbreitetste. Die Mundöffnung nimmt dann die Mitte ein. Im andern Falle ist der Lophophor in zwei eine Hufeisenform bildende Fortsätze ausgezogen (s. Fig. 60 *B. br*).

Einfacher verhalten sich die Tentakel von Pedicellina und Loxosoma, die den Rand einer scheibenförmigen, Mund wie After tragenden Körperfläche besetzt halten, und im Innern nicht hohl sind wie die Tentakel der Bryozoën.

§ 105.

Eine andere Abtheilung bilden die bei den Chätopoden ausgebildeten locomotorischen Gliedmassen, seitliche Fortsätze der Metameren des Körpers, Fussstummeln oder Parapodien (Fig. 55, 56 *p*). Sie treffen sich stets paarig für jedes Segment, zu zweien oder zu vieren. Im letztern Falle nimmt ein Paar den dorsalen, ein anderes den ventralen Abschnitt der Seite des Körpers ein. Sie tragen Borsten und häufig auch fadenförmige und mannichfaltig gestaltete Anhänge (Cirren), welche die Parapodien an Volum übertreffen können, oder bei deren Rückbildung sich ganz an die Stelle derselben setzen. Zuweilen sind dorsale und ventrale Parapodien jeder Seite einander sehr genähert, von welchem Zustande an alle Uebergänge bis zur völligen Verschmelzung zu einem einzigen Paare sich kundgeben (Sylliden). Dieses nimmt genau die Seite des Körpers ein, und trägt die sonst auf dorsale und ventrale Parapodien vertheilten secundären Anhänge (Borsten und Cirren). Rückgebildet erscheinen die Cirren bei den Tubicolen, wo sie durch den Aufenthalt des Körpers in einer zuweilen gehäuseartig gestalteten Röhre keine functionelle Bedeutung mehr besitzen können.

Der Ausbildungsgrad der Parapodien ist sehr mannichfach, und wird durch Beziehung zu Borstengruppen complicirt. Eine Umbildung erfolgt durch eine Verbreiterung des Endes der einzelnen getrennten oder auch verschmolzenen Parapodien oder vielmehr deren Cirren, woraus dann Ruderplatten hervorgehen (Phyllodoceen). Als besondere durch Umwandlung dorsaler Cirren entstandene Anhangsgebilde der Parapodien erscheinen die Elytren, schuppenartige Lamellen, welche über den Rücken hin sich über einander lagern, und alternirend durch kurze Fortsätze vertreten sind (Aphroditeen). Während die als Locomotionsorgane thätigen Parapodien der Anneliden als die Anfänge einer bei den Gliederthieren zu einer vollkommneren Entfaltung gelangenden Gliedmassenbildung erscheinen, entbehren sie doch der Selbständigkeit, insofern sie keinen eigenen Muskelapparat wie die Gliedmassen der Arthropoden, besitzen, und vorzüglich durch die Gesammtaction der bezüglichen Metameren in Thätigkeit gesetzt werden.

Aeussere Kiemen.

§ 106.

Sowohl die am Kopfe wie die an Metameren der Chätopoden vorkommenden Anhangsgebilde erleiden mancherlei Umwandlungen in Anpassung an die respiratorische Function. Wenn diese bei dem grössten Theile der Würmer durch die gesammte Körperoberfläche vermittelt wird, so erscheint sie bei den Chätopoden auf bestimmte Theile localisirt, die dadurch, wie aus ihrem Verhalten zum Gefässapparat und aus ihrem sonstigen Bau zu ersehen, zu Kiemen sich umwandeln.

In diese Beziehungen zur Athmung treten erstlich die Kopftentakel (§ 104). Bei einigen (Pectinaria, Terebella) führen diese Gebilde eine perienterische Flüssigkeit, und erscheinen noch nicht sicher als Kiemen bestimmbar. Bestimmter ergeben sie sich als solche bei den Pheruseen (Siphonostoma). Bei den Sabelliden sind sie in der oben angegebenen Weise noch weiter differenzirt und die einzelnen Kiemenfäden sind zu einer ferneren Vergrösserung der Oberfläche mit secundären Fiederchen besetzt.

Wie durch weitere Ausbildung der Kopftentakel Kiemen hervorgehen, so erscheinen auch Kiemen als Anhangsgebilde der einzelnen Körpersegmente durch Modificationen der den Parapodien angefügten, oder auch als besondere Anhänge sich darstellenden Cirren. Im einfachsten Zustande zeigen die Cirren keine Umbildung, bergen aber eine Fortsetzung der Leibeshöhle, so dass nur die perienterische Flüssigkeit in sie eintreten kann. Auch das Vorkommen von Cilien auf den Cirren ist für deren respiratorische Bedeutung von Belang. Indem die Wand der Cirren an einzelnen Stellen bedeutend dünner ist, werden diese für das Zustandekommen des Gasaustausches bevorzugt. In der

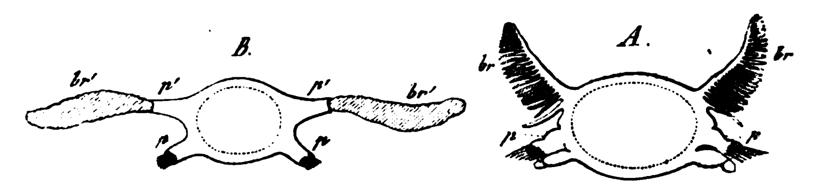


Fig. 56. Schemata senkrechter Querdurchschnitte von Ringelwürmern, zur Darstellung der Anhangsgebilde. *A* Querdurchschnitt von Eunice. *B* von Marianida. *p* Bauchstummel. *p'* Rückenstummel. *br* Kiemen. *br'* Cirren.

Regel sind die dorsalen Cirren in dieser Ausbildung zu treffen. Die sogenannten Elytren der Aphroditeen gehören gleichfalls in diese Reihe von Fortsatzbildungen. Sie stehen mit der Leibeshöhle in weiter Communication. Bestimmtere Beziehung zur Athemfunction empfangen sie indem das Blutgefässsystem sich in sie fortsetzt. Sie stellen dann Kiemen vor. Diese bleiben entweder einfache Fortsätze, zuweilen von blattförmiger Gestalt,

oder sie zeigen Ramificationen in verschiedenem Grade. Als sehr verlängerte einfache Fäden erscheinen sie bei Cirratulus. Die andere Form umfasst die exquisiteren Kiemen; sie können entweder kammförmig gestaltet sein (Euniceen) (Fig. 56. *A. br*), oder auch sich baumförmig verästeln (Fig. 82. *br*) (z. B. bei Amphinomeen). Da nicht selten neben ihnen noch ein Dorsalcirrus vorhanden ist, so erscheinen sie als selbständigere Gebilde, sowie sie auch häufig von den Parapodien sich entfernen und direct von der Rückenfläche entspringen.

Ihre Verbreitung über den Körper findet in verschiedenem Maasse statt. Bald treffen sie sich an allen Metameren, gegen das Körperende meist in geringerem Umfange (Eunice sanguinea, Amphinome). Bald sind sie auf eine Anzahl von Metameren beschränkt und gehen allmählich in rudimentäre Bildungen über (Arenicola, Hermella). Bei den Röhrenbewohnern ruft die Lebensweise die Ausbildung vorderer, das Schwinden hinterer Kiemen hervor. An drei vorderen Segmenten besitzen die Terebellen verästelte Kiemenbüschel (Fig. 79. *br*), an zweien trägt Pectinaria kammförmige Kiemen, und einfache fadenförmige Anhänge sind an derselben Stelle bei Branchiosabella und Sabellides vorhanden.

Auch in anderen Abtheilungen der Würmer ist die respiratorische Function an Körperfortsätze geheftet. Das gilt von den Tentakeln der Bryozoën. Specielle Ausbildungen von respiratorischen Fortsätzen bestehen bei Gephyreen, wo das Hinterleibsende von Sternaspis blutgefässführende Anhänge trägt. Endlich kommen selbst bei den Hirudineen lamellenartige Ausbreitungen des Integumentes in metamerer Anordnung vor (Branchellion).

Integument.

§ 107.

Das aus dem Ectoderm gesonderte Integument der Würmer steht in enger Verbindung mit der Muskulatur, durch die es sich bei mangelnder Leibeshöhle ins Körperparenchym fortsetzt. So verhalten sich die meisten Plattwürmer und Hirudineen. Bei dem Vorhandensein einer Leibeshöhle stellt das Integument mit der Muskulatur einen Hautmuskelschlauch vor, wie er bei Acanthocephalen, Gephyreen und den meisten Annulaten besteht.

Wenn wir den Hautmuskelschlauch in die beiden ihn zusammensetzenden Theile zerlegen, so finden wir die Muskulatur in der Regel als die bedeutendere, die als eigentliches Integument anzusprechende Schichte als die relativ geringer entwickelte Lage.

Die eigentliche Hautschichte besteht in der Regel aus einer Zellenlage, deren Elemente oft so wenig gesondert sind, dass sie ein Syncytium vorstellen. Diese Schichte entspricht einer Oberhaut, Epidermis. Bei den Turbellarien ist sie überall mit Wimpern besetzt. Bei vielen sitzen die Wimpern auf einer anscheinend homogenen Schichte, die wie eine

Cuticula sich ausnimmt. Die Cilien werden jedoch auch hier als Fortsätze der Zellen zu gelten haben. Selbst bei solchen die, wie die Cestoden, später des Wimperkleides entbehren, ist während embryonaler Stadien ein Cilienüberzug vorhanden. Auch Embryonen von Trematoden besitzen ihn. Bei vielen Anneliden bestehen an verschiedenen Körpertheilen bewimperte Stellen, oder es sind sogar grosse Strecken des Körpers mit Cilien bekleidet.

Die locomotorische Rolle dieses Wimperbesatzes tritt besonders für die kleineren Formen hervor. Ausschliessliches Bewegungsorgan bleibt das Wimperkleid daher meist nur in den Jugendzuständen. Durch Fortsatzbildungen des Körpers wird die wimpertragende Oberfläche vergrössert, und daraus entspringt für die Cilien eine erhöhte Leistung für die Locomotion. So verhalten sich die Larven der Gephyreen und der meisten Anneliden. Die Cilien ordnen sich auf leistenartige Vorsprünge, die bestimmte Strecken der Leibesoberfläche als Wimperschnur oder Wimperkranz umziehen, und in ihrer Anordnung für die einzelnen Abtheilungen meist charakteristisch sind. Ein oder mehrere Wimperkränze umgürten den Körper, darnach man die Larven von Chätopoden in mesotroche, telotroche und polytroche unterschied. Wenn auch sonst die Körperoberfläche noch Cilien trägt, sind die der Wimperreifen doch mächtiger entwickelt und ihr Schlagen fördert wesentlich die raschere Ortsbewegung. Von diesen Wimperreifen ist einer (Fig. 57. *CDv*) beständiger als die übrigen, er tritt zugleich am frühesten auf, und theilt den Körper in einen vordern und hintern Abschnitt. Der erstere stellt den oberen Theil des spätern Kopfes des Wurmes vor, während aus dem andern Abschnitt der ganze übrige Leib des Thieres sich entwickelt. Der primitive Wimperkranz erhält sich in einer Abtheilung der Würmer, bei den Räderthieren. Indess der hintere Abschnitt in einen mehr oder min-

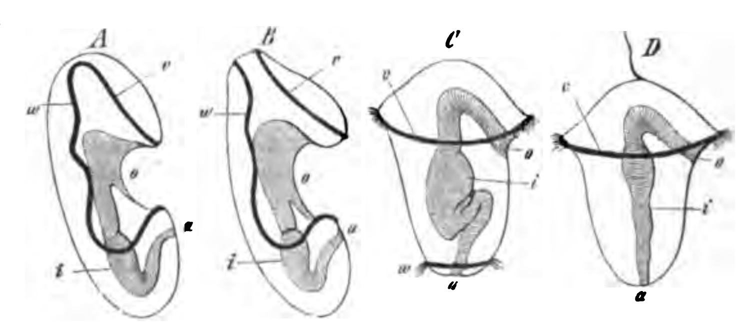


Fig. 57. Anordnung der Wimperschnüre bei Echinodermen- (*A B*) und Wurmlarven (*C D*). *v* vorderer, *w* hinterer Wimperkranz. *o* Mund. *i* Darmcanal. *a* After.

der gegliederten Körper sich differenzirt, bildet sich der vordere, auf einer wulstförmigen Verdickung lange Cilien tragend, zu einem besonderen Organe aus, welches für diese Abtheilung charakteristisch wird. Dieses Räderorgan — von der Bewegung seiner Cilien so bezeichnet — zeigt

sich in sehr verschiedenen Formzuständen. Es bleibt entweder einfach, mehr im Anschlusse an das primitive Verhalten, oder es breitet sich in lappenartige Fortsätze aus (Tubicolaria) oder bildet tentakelartige Verlängerungen (Stephanoceros), die häufig nur in den Jugendzuständen der Ortsbewegung dienen, indess sie später bei festsitzender Lebensweise des Thieres für Zuleitung von Nahrungsstoffen, durch den mittelst der Wimperaction erzeugten Strudel, in Verwendung stehen. Bei den Bryozoën besteht vor der Entfaltung der Tentakel gleichfalls ein Wimperkranz, innerhalb dessen die Tentakel hervorsprossen. Durch die Lage der Mundöffnung entbehrt dieser Wimperkranz der Uebereinstimmung mit der verbreiteteren Form, allein es bestehen doch noch für einige Abtheilungen nahe Beziehungen z. B. mit den Gephyreen, deren Larven gleichfalls einen das Mundfeld umgürtenden Wimperkranz besitzen. Auch bei dem sonst mit Rundwürmern übereinstimmenden Polygordius kommt ein Wimperkranz vor, in welchem wir somit eine Einrichtung erkennen, die von einer vielen Abtheilungen der Würmer gemeinsamen Stammform aus sich fortvererbt haben mag.

§ 108.

Beim Mangel von Cilien wird die Epidermisschichte von einer sehr verschiedengradig entwickelten Cuticula bedeckt, die als Absonderungsproduct der epidermalen Zellenschichte erscheint. Diese Cuticula ist unter den Plattwürmern bei Trematoden und Cestoden als eine dünne oder doch weiche Schichte vorhanden. In ähnlicher Weise kommt sie auch den Anneliden zu, wo sie sogar eine besondere Mächtigkeit erreichen kann. (S. Fig. 58. c.) Auch die Acanthocephalen besitzen sie. Mit bedeutender Verdickung dieser Schichte treten Porencanäle in ihr auf. In der Klasse der Rundwürmer ist sie am beträchtlichsten entwickelt und übertrifft die unter ihr liegende Matrix mehrfach an Dicke. Sehr häufig lässt sie mehrere in ihrem näheren Verhalten von einander verschiedene Schichten wahrnehmen, deren Substanz dem Chitin nahe verwandt zu sein scheint. Durch grössere Derbheit einzelner Abschnitte des Cuticularüberzuges

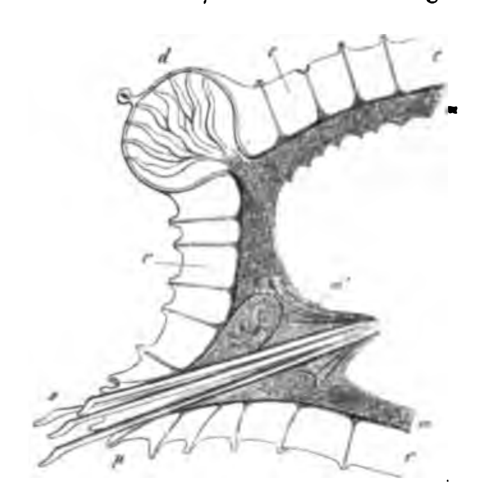


Fig. 58. Verticaler Querschnitt durch das Integument eines Ringelwurms (Sphaerodorum). *c* Dicke Cuticularschichte mit weiten Porencanälen. *m* Muskelschichte. *m'* Muskeln des Borstenbüschels *s*, welches den ventralen Fussstummel *p* einnimmt, indess der dorsale *d* durch einen Drüsenschläuche umschliessenden Knopf vorgestellt wird.

kann bei Ringelwürmern eine Art von Hautskelet hervorgehen, welches, wenn auch nicht von der Härte des Chitinpanzers der meisten Arthropoden, doch morphologisch jenem gleich kommt.

Vollkommene Uebereinstimmung mit dem Chitinskelet der Arthropoden bietet der Hautpanzer der Räderthiere dar. Wenn er auch nicht eine bedeutende Mächtigkeit erreicht, so verleiht ihm doch die Rigidität des vordersten Abschnittes sowie der folgenden durch weichere Zwischenstücke verbundenen Segmente, den Charakter eines wahren Skeletes, welches Muskeln zur Ursprungsstätte dient.

An die Cuticulargebilde reihen sich die Gehäuse der Bryozoën, die bald gallertartig (Lophopus crystallinus), weich und biegsam, bald durch Kalkeinlagerungen von bedeutender Härte erscheinen. Letztere kommen bei den meisten Gymnolaemen vor. Durch die innige Verbindung mit dem Körper unterscheiden sie sich von den Gehäusen mancher Rotatorien sowie der tubicolen Anneliden, welche Bildungen durch ein von der Körperoberfläche sich abhebendes Secret zu Stande kommen. Dass aber die zwischen diesen Gebilden bestehende Grenze kaum sehr scharf ist, lehrt die Thatsache, dass bei manchen Räderthieren die Leibeswand vom hinteren Abschnitte des Gehäuses sich löst. Damit spricht sich ein Uebergang zu den andern Abscheidungen aus, welche man zu den Cuticularbildungen in Gegensatz zu stellen mit Unrecht gewohnt ist.

Die Ausbildung des festen Gehäuses erstreckt sich nicht über den ganzen Körper. Es umfasst nur den hintern Abschnitt desselben und setzt sich in eine schwächere den vorderen, tentakeltragenden Theil überkleidende Chitinschichte fort, die sogar häufig fehlt. Diese verschiedenartige Differenzirung des Integumentes führt zu einer verschiedengradigen Beweglichkeit beider Körperabschnitte, und gestattet eine Retractilität des vordern Theils, der sich in dem gehäusetragenden Hintertheile sammt der Tentakelkrone zu bergen vermag. In der Ausbildung dieses Verhältnisses bieten sich am Gehäuse mannichfache Differenzirungen.

§ 109.

Als den Cuticulargebilden angehörige Sonderungen des Integumentes der Würmer gelten jene eigenthümlichen Bildungen, die als Stacheln, Borsten, Haken u. s. w. im Haushalte der Thiere eine oft wichtige Rolle spielen. Die ausserordentlich mannichfaltigen Formationen lassen sich nach ihren Beziehungen zur Oberfläche des Körpers in zwei Gruppen theilen. Die eine davon ist an einfache Erhebungen des Integumentes geknüpft. Auf papillenförmigen Fortsätzen bildet sich eine dickere Cuticularschichte, die in Form einer Warze, oder, wenn länger ausgezogen, haar- oder borstenartig gestaltet sein kann. Bei bedeutender Festigkeit stellt dieser Abschnitt der Cuticula doch eine nur scheinbar selbständige Bildung vor, denn dieselbe ist nur eine Modification der Cuticula, in die sie an ihrer Basis übergeht. Hierher gehören die derben Papillen und

Stacheln, die sich an der Haut vieler Trematoden finden, und zuweilen den Vordertheil des Körpers in verschiedener Ausdehnung besetzen. Ebenso schliessen sich hier die dicht stehenden feinen Stacheln an, welche den Körper der Solenogastres bis zur Ventralrinne bedecken, ferner die Stacheln der Echinorhynchen, endlich die Haken der Cestoden, die bei manchen am vordern Körperende zu einem Kranze gereiht sind (Fig. 59, 60) oder in der Wandung von vier ausstülpbaren Schläuchen sitzen (Tetrarhynchus). Indem diese, als Verdickungen der Cuticula beginnend, mit ihrer Chitinisirung sich auch gegen die Matrix und noch tiefer einsenken, bilden sie einen Uebergang zur zweiten Gruppe.

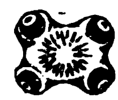


Fig. 59. Kopf von Taenia coenurus (Blasenform: Coenurus cerebralis) von vorn gesehen. Sichtbar sind die vier Saugnäpfe und der in Mitte von diesen liegende Hakenkranz.



Fig. 60. a—e Verschiedene Häkchen aus dem Hakenkranze von demselben. Entwickelungsstadien vorstellend. (Nach v. Siebold.)

In dieser entstehen die Borsten oder Stacheln nicht mehr an der Oberfläche, sondern in besonderen Einsenkungen, die recht treffend mit Drüsen verglichen werden. Die Ausscheidung geht von Zellen (einer oder mehreren) aus, und gestaltet sich unter allmählicher Chitinisirung in bestimmter Weise, in verschiedenem Grade über die Körperoberfläche hervortretend. In der Regel tritt die Borstenbildung erst mit der Metamerie auf. In Volum und Form sind diese Gebilde ausserordentlich wechselnd, und sogar bei den einzelnen Gattungen und Arten vielfach verschieden. Die Hirudineen ausgenommen sind sie bei den Ringelwürmern allgemein verbreitet. Fast immer finden sie sich in Büschel gruppirt (s. oben Fig. 58. s), deren jedem Metameter zwei oder vier mit den Parapodien verbunden zukommen. Sie fungiren zum Theil als Locomotionsorgane, bei den Schwimmenden (Vagantes) wie Ruder wirkend; bei einer Umbildung in Haken vermögen sie als Haft- oder Klammerorgane thätig zu sein (Tubicolae). Am mächtigsten sind sie bei den Aphroditeen entwickelt, wo ein Theil der feineren Borsten eine, den Rücken und die Elytren deckende, verfilzte Schicht bildet.

Als eigenthümliche Bildungen sind noch die »stäbchenförmigen Körper« im Integumente von Turbellarien, sowie ähnliche Bildungen bei Anneliden anzuführen, wodurch in manchen Fällen an »Nesselkapseln« erinnert wird.

§ 110.

An die vom Integumente aus entstandenen Differenzirungen findet ein in seiner Function noch ziemlich räthselhaftes Organ seinen Anschluss: der sogenannte **Rüssel der Nemertinen**. Er bildet einen über dem Darm gelegenen in eine besondere Scheide eingeschlossenen, häufig gewundenen Schlauch, der am vordern Körpertheil über dem Munde sich

öffnet, und daselbst hervorgestreckt werden kann. An diesem Schlauche sind mehrfache Abschnitte unterscheidbar, deren einer in seinem Grunde Stacheln trägt, meist einen grössern in der Mitte und beiderseits in besonderen Taschen einige kleinere, die bald als Reservestacheln, bald als ausser Gebrauch getretene Gebilde gedeutet sind. Der hinter dem Stachelapparate liegende Theil des Schlauches erscheint drüsiger Natur und besitzt neben dem Stachel einen Ausführcanal. Am blinden Ende des Schlauches befestigt sich ein von der Leibeswand entspringender Muskel, der als Retractor aufzufassen ist. Manchen Nemertinen (Lineus, Nemertes u. a.) fehlt der Stachelapparat.

Bei einigen ist der Schlauch von unansehnlicher Grösse (Polia involuta) und verknüpft dadurch anderen Plattwürmen zukommende Gebilde, welche vielleicht als Anfangszustände des bei Nemertinen hoch differenzirten Rüssels gelten können. Dies sind die am vordern Körperende der Cercarien vorhandenen, zum Einbohren dienenden Stacheln, welche entweder oberflächlich oder im Grunde einer tieferen, follikelartigen Einbuchtung gelagert sind. Das Verhalten seitlicher Stacheln zu einem medianen grösseren ist oft ganz ähnlich wie im Nemertinen-Rüssel, und lässt auf eine ursprünglich einer grösseren Abtheilung der Plattwürmer zukommende Gleichartigkeit dieser Organisation schliessen. Auch bei gewissen Nemathelminthen finden sich ähnliche Einrichtungen vor, so dass wir es hier mit grosser Verbreitung übereinstimmender Verhältnisse zu thun haben. Bei den einen erhält sich diese Einrichtung nur in Jugendzuständen, und ist im ausgebildeten Organismus verschwunden (Trematoden), bei den andern dagegen persistirt sie nicht nur, sondern verbindet sich mit grossartigen Differenzirungen (Nemertinen).

§ 111.

Durch die Differenzirung von **Drüsen**, als besonderer Secretionsorgane, nimmt das Integument der Würmer eine höhere Stelle ein. Solche Organe sind in fast allen Abtheilungen der Würmer nachgewiesen, und finden sich bei den Annulaten sogar in grosser Verbreitung. Sie scheinen in den meisten Fällen einzellig zu sein, und lagern bald unmittelbar unter dem Integumente, bald in den tieferen Theilen des Körpers, letzteres bei dem Mangel einer gesonderten Leibeshöhle.

Unter den Plattwürmern sind einzellige Hautdrüsen bei den Trematoden bekannt. Sie lagern meist in Gruppen am Vordertheile des Körpers, und kommen auch am hintern Körpertheile in Verbindung mit Saugnäpfen vor. Eine mächtige Ausbildung besitzen die Drüsen bei den Hirudineen, besonders bei den Blutegeln, wo sie, im Körperparenchym zerstreut, mit langen Ausführgängen zur Haut treten. Ihre Ausbildung scheint an die Geschlechtsfunction geknüpft. Gleichfalls einzellige Drüsen sind im Integument der Scoleïnen und zwar zwischen den Zellen der Matrix nachgewiesen. In manchen Fällen rücken die Drüsen tiefer und lassen blos den Ausführgang zwischen den Zellen hindurch treten.

Bei den Gephyreen sind Drüsenschläuche gleichfalls mit dem Integumente verbunden, und ebenso finden sie sich bei den Anneliden Fig. 58 *d*). Eine Drüsenschichte entfaltet sich an einem Abschnitte des Körpers der Lumbricinen als Sattel; der Bau dieses Gebildes scheint jedoch nicht mehr so einfach zu sein, da die Schläuche ein besonderes Epithel als Auskleidung, und zuweilen auch eine gelappte Form besitzen. Sehr verbreitet finden sich unter den Chätopoden Drüsenschläuche mit Massen von stäbchenförmigen Körpern (Spio, Aricia . Den Nemertinen kommen gleichfalls Drüsen, die ein schleimiges Secret liefern, zu. In vielen Fällen wird das Secret der Hautdrüsen zur Bildung von Eihüllen verwendet.

Skelet.

§ 112.

Bei etwas festerer Beschaffenheit spielt das Integument in vielen Abtheilungen der Würmer eine bedeutende Rolle als Stützorgan, welcher Beziehungen bereits oben gedacht ward. Beachtenswerther sind die Organe, welche jene Function ohne Nebenbeziehungen besitzen. Als solche Stützorgane trifft man bei einer Anzahl von tubicolen Anneliden im Kopfsegmente Knorpelstücke, von denen aus Fortsätze in die federbuschartigen Kiemen sich verzweigen, und dort bis in deren Fiederblättchen als feine Streifen verlängert sind. Es wird darin eine innere Skeletbildung zu sehen sein, die jedoch zu andern ähnlichen nur Analogien darbietet.

Gleiches gilt von dem Kiemenskelet der Enteropneusti, welches aus einem Gitterwerk homogener Stäbchen (Cuticulargebilden zusammengesetzt wird. In Anordnung wie in Genese erinnert es an das Kiemenskelet der niedersten Wirbelthiere (Amphioxus), ohne dass nähere Beziehungen hiezu festzustellen wären.

Muskelsystem.

§ 113.

Die Muskulatur der Würmer bildet mit dem Integumente verbunden bei den meisten den mächtigsten Theil der die inneren Organe umschliessenden Hülle. Bei andern ist sie nur spärlich ausgebildet. Als continuirliche Schichte fehlt sie bei Echinodermen. In der allgemeinen Anordnung der Fasern lassen sich mehrere Typen unterscheiden, die in folgender Weise zu charakterisiren sind.

1) Ring-, Längs- und Radiärfasern bilden eine zusammenhängende Muskelmasse, bei welcher die beiden ersteren in Schichten gesondert und von den senkrechten Fasern durchsetzt sind. Die Ringfasern bilden eine äussere und eine innere Schichte, zwischen welchen die Längsfaserschichte eingeschlossen liegt. Die senkrechten Fasern treten von den Bin-

nentheilen des Körpers zur Oberfläche. An den Seitenrändern des Körpers erstrecken sie sich unmittelbar von der Rücken- zur Bauchfläche. Diese Anordnung der Muskulatur besitzen Plattwürmer und Hirudineen. Dabei kommen auch noch schräg gekreuzte Muskelfasern vor, die bei den Rundwürmern und rhabdocölen Turbellarien fehlen.

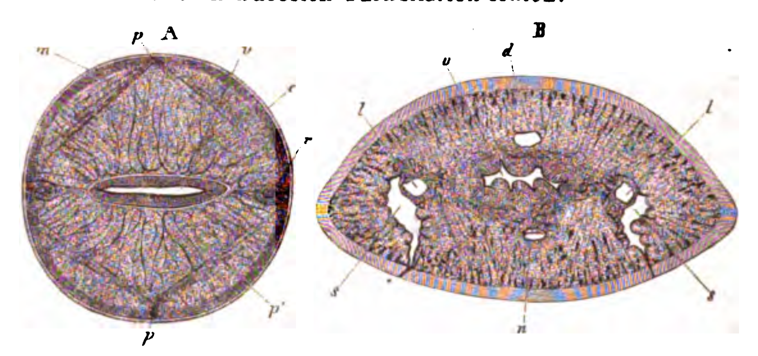


Fig. 61. Querschnitte von Ascaris lumbricoides *A*, und Hirudo *B*. *c* Cuticularschichte. *m* Muskelschichte. *r* Seitenlinie mit dem Excretionsorgan. *pp* Obere und untere Medianlinie. *p'* Schräge Fasern. *v* Darm. *d* Dorsaler, *l* seitlicher Gefässstamm. *s* Blase des Excretionsorganes. *n* Bauchmark.

2) Die Längsfaserschichte bildet die ausschliessliche Muskulatur. Das ist der Fall bei den Nematoden, Chätognathen und bei Polygordius. In der Vertheilung der Längsmuskeln sind verschiedene Verhältnisse gegeben. Die Muskelfasern verlaufen entweder als flache, mit den Breitseiten an einander liegende Bänder, unmittelbar unter der Epidermisschichte (Matrix der Cuticula), oder sie sind mit den Kanten gegen einander, also mit den Flächen je nach aussen und innen gerichtet. In beiden Fällen bieten sie Eigenthümlichkeiten in der Gruppirung. Durch eine dorsale und ventrale von anderen Geweben eingenommene Medianlinie werden sie in zwei seitliche Massen geschieden, die aus unmittelbar an einander liegenden Fasern bestehen (Gordius, Trichocephalus). Bei der Mehrzahl der Nemathelminthen tritt an beiden Seitenhälften des Hautmuskelschlauches durch Zwischentreten anderer Organe eine weitere Differenzirung auf. Diese Seitenlinie (Fig. 61 *A. r*) verbreitert sich bei sehr vielen Nematoden zu einem in verschiedenem Grade entwickelten Seitenfelde, welches auch den Chätognathen zukommt.

3) Die Muskulatur des Körpers besteht aus einer äussern Ring- und innern Längsfaserschichte. Beide sind bei den Gephyreen und Acanthocephalen nicht in bestimmte Felder gesondert, obwohl bei den ersteren die einzelnen Längs- oder Quermuskelzüge häufig in Abständen von einander gelagert sind. Dagegen besitzen die Anneliden durch die Anordnung der Längsmuskeln in zwei dorsalen und zwei ventralen Zügen ein deutliches Seitenfeld, die Längsfaserschichte ist die mächtigere. Eine in der Regel durch einzelne Bündel vorgestellte Schichte transversaler Fasern geht von der ventralen Medianlinie zu den Seitenfeldern.

Ausser dieser dem gesammten Körper zukommenden Muskulatur sind noch einzelne Muskeln für besondere Organe vorhanden. Hier soll nur der die Borstenbündel bewegenden Muskeln Erwähnung geschehen, welche wohl nur eine Sonderung aus der über den ganzen Körper sich erstreckenden Muskulatur vorstellen.

Besondere Differenzirungen des Hautmuskelschlauchs stellen die bei Trematoden, Cestoden und Hirudineen verbreiteten Saugnäpfe vor, die im wesentlichen des Baues miteinander übereinstimmen.

§ 114.

Als äussere Ring- und innere Längsfaserschichte gibt sich die Muskulatur der Bryozoën zu erkennen (Phylactolaemen). Nicht selten ist die Ringmuskelschichte in einzelne Bänder gesondert. Am mächtigsten ist die Muskulatur an der Verbindung des protractilen Körperabschnittes mit dem Gehäuse. Bei vorwiegend starrer Wandung des letzteren sind die Ringbänder unterbrochen (Flustra) und stellen von den Seitenwänden des Gehäuses zur oberen freien Fläche tretende Züge dar. Einige davon inseriren sich an dem als Deckel fungirenden Abschnitt des Gehäuses. Beim Bestehen einer Längsmuskulatur löst sich ein Theil der Muskelfasern hinter dem invaginirten Abschnitte des Körpers ab und tritt nach innen zur Duplicatur der Leibeswand, um sich grösstentheils bis zur Tentakelbasis fortzusetzen. Sie bilden Rückzieher des vordern Körpertheils (Parieto-Vaginalmuskeln).

Im Baue der Formelemente des Muskelsystems bieten die Würmer beträchtliche Verschiedenheiten. Die Muskelfasern sind längere oder kürzere Gebilde, die in der Regel selbst da, wo sie eine bedeutende Länge besitzen, das Product einer einzigen Zelle sind, wie aus dem Vorhandensein eines einzigen Kernes hervorgeht. Unter den Plattwürmern besitzen die niedern Formen nur blasse, oft schwer unterscheidbare Fasern, die auch Verästelungen darbieten. Bei den höhern Plattwürmern stellen sie Röhren vor, indem die contractile Substanz einen hohlen Cylinder bildet, welcher indifferentes Protoplasma mit dem Kerne umschliesst. Der contractile Theil der Faser zeigt zuweilen eine fibrilläre Streifung. Dieses Verhalten findet sich bei den Hirudineen, Acanthocephalen und Gephyreen. In den beiden letzten Abtheilungen bilden die Fasern jeder Schichte ein Netzwerk.

Unter den Nemathelminthen zeigt Gordius die einfachsten Zustände. Die Muskelfasern sind breite dünne mit den Flächen an einander gereihte Bänder. Bei andern sind besondere Differenzirungen der Fasern bemerkbar, welche rhomboïdale, häufig auch in langgestreckte Fasern übergehende Platten bilden. Die contractile Substanz ist fibrillär gestreift und liegt an der äusseren Seite der Faser, während der gegen die Leibeshöhle gerichtete Theil der Faser aus indifferent gebliebenem — einen Kern einschliessendem Protoplasma gebildet wird. Daran reihen sich eigenthüm-

liche Umgestaltungen der Fasern in rinnenförmige oder auch plattcylindrische Formen. Jede Faser stellt eine sehr tiefe, entweder als solche auslaufende oder gegen die Enden zu cylindrisch sich abschliessende Rinne vor, deren offener Theil immer gegen die Leibeshöhle gerichtet ist. Die Wandungen bestehen aus contractiler Substanz mit fibrillärer Zerklüftung. Den schmalen Raum der Rinne füllt Protoplasma und von den Rändern setzt sich eine zarte Membran in ein beutelförmiges Gebilde fort, welches von jeder Muskelfaser aus in die Leibeshöhle einragt, deren grösster Theil durch diese beutelförmigen Anhänge der Muskelfasern ausgefüllt wird (Ascaris lumbricoïdes. Vergl. Fig. 61. *A*). Von den Beuteln verlaufen schräge Stränge (Querfasern) zu den Medianlinien. Sie zeigen nicht selten eine fibrilläre Beschaffenheit, und sind als Nerven betrachtet worden. An einzelnen Stellen findet man sie deutlich als Muskelfibrillen. Wo die Beutel nicht entwickelt sind, treten diese Stränge an Fortsätze der Muskelfasern, die häufig in seitlich plattgedrückte Röhren übergehen. Beiderlei Zustände finden sich übrigens nicht nur innerhalb gleicher Gattungen, sondern sogar in allmählichem Uebergange an einem Individuum vor. Bei der letztaufgeführten Form der Muskelzellen liegt meist eine grössere Anzahl von Fasern im Muskelschlauche neben einander. Deutlich ausgesprochene Querstreifung besitzen die Muskelfasern der Chaetognathen; bei manchen Anderen kommt sie angedeutet vor.

Nervensystem.

§ 115.

In der allgemeinen Anordnung des Nervensystems der Würmer zeigt sich die enge Beziehung dieses Apparates zu der gesammten Organisation. Centren und peripherische Theile verhalten sich einfach, wo der Körper nicht in Metameren getheilt ist, während sich bei einer Gliederung des Körpers diese Erscheinung fast regelmässig auch für die Centralorgane des Nervensystems wiederholt. — Allen ist die Lagerung der wichtigsten Centralorgane im vordern Körpertheile meist in der Nähe des Anfangsstückes vom Darmcanal gemeinsam. Eine Differenzirung aus dem Ectoderm ist wenigstens für mehrere Abtheilungen nachgewiesen. Das den Munddarm überlagernde Centralorgan, ist der ursprünglichste Theil des Nervensystems, welche Modification er auch bietet. Es kommt mit der Sonderung eines Kopfes in diesen zu liegen und versorgt stets die am Kopfe entfalteten Sinneswerkzeuge mit Nerven, nach der Ausbildung dieser Organe gleichfalls verschiedengradig ausgebildet. Nach der Peripherie des Körpers ausstrahlende Nervenstämme erscheinen nach Maassgabe ihres Verbreitungsgebietes in verschiedener Ausbildung. Von diesem Verhalten sind zwei verschiedene Zustände ableitbar. Der erste wird durch eine ventrale Verbindung der oberen Centralorgane re-

präsentirt. Es entsteht dadurch ein Nervenschlundring, der zweite ist durch Entfaltung zweier Längsstämme ausgezeichnet, die sich ventral nähern und centrale Elemente eingelagert erhalten.

Die primitive Form des Nervensystems erhält sich bei den meisten Plattwürmern, die zwei grössere durch eine Quercommissur zusammenhängende Ganglienmassen im vordern Theile des Körpers besitzen. Diese »Hirnganglien« (Fig. 62 *g*) bilden mit zwei davon ausgehenden Längsnervenstämmen (*n*) den Haupttheil des Nervensystems, von dem feinere Verzweigungen nach den Sinnesorganen des Integumentes (*n'*) zum Hautmuskelschlauche, sowie zu inneren Organen verlaufen. Die Längsstämme folgen den Seitenrändern des Körpers und sind je nach der Breite desselben näher an einander gelagert oder weiter aus einander gerückt. Sowohl dendrocöle Turbellarien als auch viele Trematoden zeigen diese lateralen Längsstämme nur wenig entwickelt, so dass sie von andern von den Hirnganglien entspringenden Nerven kaum unterschieden sind, doch sind sie auch hier nicht selten durch grössere Stärke von anderen Nerven unterschieden.

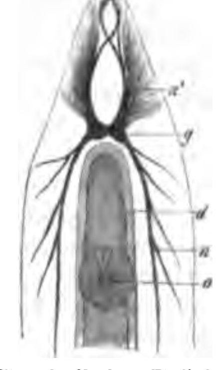


Fig. 62. Vorderer Theil des Körpers von Mesostomum Ehrenbergii. *g* Gehirnganglien. *n* Seitennerven. *n'* Nerven zum Vorderende des Körpers. *d* Darm. *o* Mund, von einem Saugnapf umgeben. (Nach L. Graff.)

Am nächsten den Plattwürmern kommen die Räderthiere. Als Centralorgan erscheint eine dem Schlund aufliegende, aber ihn niemals umgreifende Ganglienmasse, die zuweilen deutlich in zwei seitliche Hälften getrennt ist. Von diesem Gehirn entspringen die peripherischen Nerven. Da diese nicht in Längsstämme gruppirt sind, so besteht hier die einfachste Form, die am meisten jener der Turbellarien sich anschliesst.

Auf derselben niederen Stufe erscheint das Nervensystem von Pedicellina, welches, dem Magen aufgelagert, keine Schlundringbildung eingeht. Ob die bei Echinoderes seitlich am Schlunde liegenden Ganglienmassen, von denen Nervenstämme nach hinten gehen, von einander getrennt bestehen, ist nicht sicher. Bestände eine dorsale Commissur so würde die Anordnung jener niederer Plattwürmer sich anreihen.

Weiter gebildet stellt sich das Nervensystem der Bryozoën dar, dessen einzige Centralmasse als ein einfacher Ganglienknoten zwischen Mund und Analöffnung liegt und ausser starken Aesten an die Tentakel noch zwei Nerven um den Anfang der Speiseröhre zur Bildung eines Schlundringes entsendet. Wo das Nervensystem am genauesten bekannt ist, wie bei Alcyonella, ist der Schlundring zweifellos. Von dem seitlichen Theile der centralen Nervenmasse tritt ein lappenartiger Fortsatz in den Lophophor und entsendet, wie auch der übrige Schlundring, Nerven zu den Tentakeln.

Ausser diesem, jedem Individuum zukommenden Nervensysteme ist noch ein dem Stocke zukommendes Nervensystem, ein Colonialnervensystem erkannt worden, dessen Existenz jedoch nicht sicher gestellt ist.

§ 116.

In eigenthümlicher Weise verhält sich das Nervensystem der Nemathelminthen, soweit darüber bis jetzt die Thatsachen festgestellt scheinen. Es besteht hier ein dem Schlunde aufgelagertes und ihn ringförmig umschliessendes Centralorgan, von dem sowohl nach vorne als nach hinten Nerven ausstrahlen. Dieser Vertheilung der Nerven entspricht die Gruppirung der Ganglienzellen des Schlundringes. Die von diesem nach vorne tretenden Nerven sind als sechs Faserzüge unterscheidbar. Zwei verlaufen in der Mitte der Seitenfelder und vier in der Richtung secundärer Medianlinien. Sowohl am Ursprunge als im Verlaufe der letzteren liegen Ganglienzellen. Die nach hinten verlaufenden Nerven bestehen aus einem dorsalen und einem ventralen, der entsprechenden Medianlinie entlang verlaufenden Stamme. Ausserdem gehen noch vom ventralen Theile des Schlundringes zwei nach hinten convergirende Stränge ab, die sich an einer Ganglienzellenmasse (G. cephalicum) vereinigen. Der Verlauf der Mediannerven zieht sich durch die Länge des Körpers. Beide schicken Fasern zur Zellenschichte des Integumentes. Es ist ersichtlich, dass diese Anordnung zwar im Allgemeinen von den andern einfachen Formzuständen des Nervensystems der Würmer eine Modification darbietet, die aber bei ihrer Eigenthümlichkeit jede speciellere Vergleichung unsicher erscheinen lässt.

Bezüglich des Nervensystems der Acanthocephalen gilt das Gleiche. Ein kleines am Grunde der Rüsselscheide gelagertes »Ganglion« sendet nach vorne wie nach hinten Aeste ab. Da es zwischen den Bündeln der ventralen Retractoren der Rüsselscheide angegeben wird, bleibt eine Beziehung auf das dorsale Centralorgan der andern Würmer vorerst noch dunkel.

§ 117.

Eine zweite Form des Nervensystems wird durch das Vorwalten zweier Längsstämme angebahnt, welche von den Gehirnganglien ausgehend sich nach hinten erstrecken. Diese Einrichtungen beginnen mit den Nemertinen und knüpfen direct an die Turbellarien an, von denen manche ebenfalls zwei bedeutend entwickelte nach hinten ziehende Längsnerven besitzen. Die Mächtigkeit dieser beiden peripherischen Längsstämme steht mit der Ausdehnung des Körpers in die Länge in Zusammenhang. Da in ihnen Ganglienzellen vorkommen sind sie nicht ausschliesslich peripherische Organe. Auch das Gehirn bietet bei den Nemertinen eine bedeutendere Entfaltung, indem an jedem der beiden Ganglien einzelne

grössere Abschnitte unterscheidbar werden. Die Commissur zwischen beiden Hälften wird von dem oben als Rüssel bezeichneten Organe durchsetzt. Während die Längsstämme (Fig. 63. *n*) bei der Mehrzahl in ihrem Verlaufe genau dem Seitenrand des Körpers entsprechen (innerhalb der Muskelschichten gebettet), rücken sie bei anderen (Oerstedia) an der ventralen Fläche näher an einander, und sind an den Abgangsstellen von Nervenzweigen durch Anschwellungen ausgezeichnet. Darin spricht sich eine Vorbildung ventraler Ganglien aus, deren Elemente bereits in den Längsstämmen vorhanden waren. Durch die ventralwärts rückenden Längsstämme der Nemertinen ist der Weg gezeigt, auf welchem das centrale Nervensystem noch einen ventralen Abschnitt gewinnt, der durch Ganglienbildungen in ursprünglich peripherischen Bahnen sich ausbildete. Die ventrale Näherung der Längsstämme führt aber durch Umschliessung des Schlundes zur Bildung eines Nervenschlundringes, wenn die ventralen Längsstämme mit einander zusammentreten. Ob der Schlundring der Bryozoën und der Nemathelminthen aus einem ähnlichen Vorgang entstand, bleibt eine offene Frage, bezüglich welcher wir nur das eine bemerken wollen, dass selbst bei der Annahme einer gleichartigen Genese, daraus noch nicht ein directer Zusammenhang dieser Schlundringbildungen gefolgert werden kann. Denn bei den Nemertinen sehen wir die Entstehung dieser Einrichtung durch das Verhalten zweier peripherischer Längsstämme vermittelt, die in jenen andern Fällen nicht vorhanden sind.

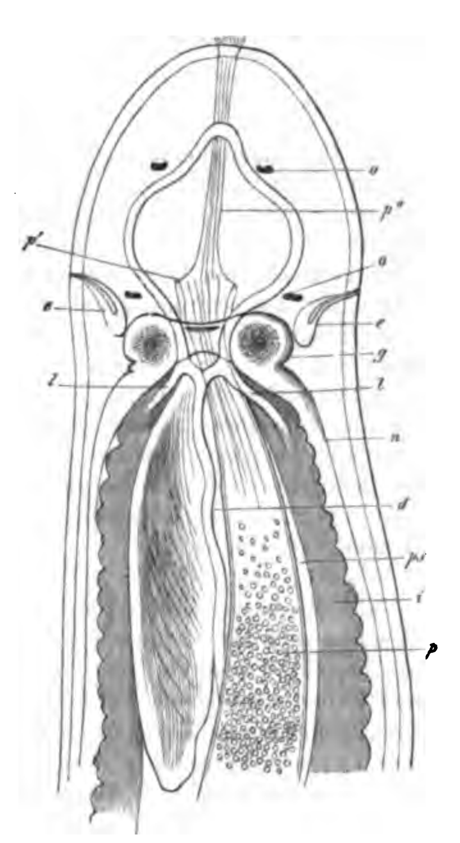


Fig. 63. Kopf einer Nemertine (Ommatoplea alba). *g* Centrales Nervensystem. *n* Seitenstämme. *o* Augenflecke. *p p' p''* Rüssel. *ps* Rüsselscheide. *i* Darm. *e* Seitenorgan. *d* Dorsaler, *l* lateraler Gefässstamm. (Nach CARM. M'INTOSH.)

Der bei den Nemertinen noch fehlende ventrale Abschluss des Schlundringes vollzieht sich bei den Annulaten durch transversale Verbindungen zwischen den primitiven Längsstämmen. Die letztern haben

durch reichlicher eingelagerte Ganglienzellen eine centrale Bedeutung gewonnen, und die Anfänge der Längsstämme erscheinen dann als Commissuren, welche das primitive, dorsale, über dem Schlund gelagerte Nervencentrum (Gehirn) mit dem aus den Längsstämmen entstandenen ventralen in Verbindung setzen.

§ 118.

Die Gehirnganglienmasse ist bei den Gephyreen nicht allgemein ausgebildet. Deutlich besteht sie bei Sipunculus und Sternaspis, bei ersterem sogar in zwei Hälften gesondert. Bei Bonellia und Priapulus dagegen umfassen nur faserige Elemente den Schlund, so dass im Vergleiche zu den ersteren eine Veränderung besteht, für welche entweder eine Rückbildung der centralen Elemente oder ein Uebertritt derselben nach der ventralen Seite wird angenommen werden müssen. Der Befund entspricht dann einer bedeutenderen Entfaltung der sonst zwischen den beiden Hälften der obern Ganglien vorhandenen Commissur. An der Stelle der beiden ventralen Längsstämme besteht ein einheitlicher Nervenstrang, an dem eine Verschmelzung aus zweien nur andeutungsweise sich findet. Dieser Bauchstrang liegt meist im Innern der Leibeshöhle, soll aber bei einzelnen auch ausserhalb der Muskelschichte dicht unter dem Integumente vorkommen (Priapulus).

In der Regel fehlen ihm Anhäufungen der Ganglienzellen zu besondern, eine Metamerie ausdrückenden Anschwellungen, nur bei Echiurus sind solche allerdings schwach ausgebildet vorhanden, und am Bauchstrang besteht in anderen Fällen (Sipunculus, Sternaspis) eine terminale, feine Fädchen aussendende Verdickung.

Der Bauchstrang sendet nach beiden Seiten zahlreiche, häufig unregelmässig entspringende Fädchen als peripherische Nerven ab. Vom Schlundringe begeben sich solche auch auf den Darmcanal.

Der im Bauchstrange der Gephyreen bestehenden Concrescenz zweier getrennter Bildungen stellt sich das Getrenntbleiben der beiden Hälften des Bauchstranges gegenüber, das in anderen Abtheilungen der Annulaten zu treffen ist. Es dürfte jedoch bedenklich sein diese Zustände als niedere zu betrachten, bevor durch die Beobachtung noch nicht erwiesen ist, dass ihnen nicht ein früherer, dem der Gephyreen ähnlicher, vorausging. Die Vereinigung beider getrennter Bauchstränge durch Quercommissuren ist leichter verständlich, wenn der Bauchstrang zuvor einheitlich war.

Eine besondere Stellung nimmt das Nervensystem von Sagitta ein. Von dem im Kopfe liegenden Gehirnganglion erstrecken sich seitliche Commissuren weit nach hinten und abwärts zur ventralen Fläche des Körpers und gehen daselbst in ein unmittelbar unter dem Integumente liegendes grosses Bauchganglion über, welches nach verschiedenen Seiten peripherische Nerven abgibt.

§ 119.

Eine höhere Differenzirungsstufe erscheint im Nervensystem der Hirudineen und Anneliden. Die Gehirnganglien sind durch Commissuren mit einem Bauchstrange verbunden und damit bestehen Anknüpfungen an die Gephyreen. Bei manchen Anneliden erscheint der Bauchstrang in seinen beiden Hälften noch gleichartig, nur durch die abtretenden Nerven eine metamere Beschaffenheit andeutend. Die Mehrzahl besitzt dagegen die centralen Formelemente in regelmässiger Vertheilung. Dann erscheint der Bauchstrang in einzelne Ganglien gegliedert, die durch Längscommissuren unter einander verbunden sind. Jedes Ganglion zerfällt wieder mehr oder weniger seitlich in zwei durch Quercommissuren verbundene Hälften. Die beiden Bauchstränge stellen damit eine Bauchganglienkette vor (Fig. 64). Bei manchen Hirudineen besteht in Jugendzuständen eine Entfernung der Längsstränge des Bauchmarks von einander. Sie lagern später sehr nahe beisammen und erscheinen fast wie ein einziger Strang. Dadurch wird hier die Trennung als ein primitiveres Verhalten gelten müssen. Noch mehr genähert erscheinen die Längsstränge bei den Scoleinen, und unter den Chätopoden bei den Nereiden, Amphinomiden und Euniceen, doch ist in allen diesen Fällen keine wirkliche Verschmelzung, sondern nur ein nahes Aneinanderliegen gegeben, welches durch das beide Nervenstränge umhüllende Bindegewebe noch inniger scheint.

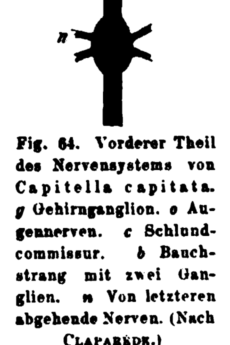


Fig. 64. Vorderer Theil des Nervensystems von Capitella capitata. g Gehirnganglion. o Augennerven. c Schlundcommissur. b Bauchstrang mit zwei Ganglien. n Von letzteren abgehende Nerven. (Nach Claparède.)

Bei den tubicolen Anneliden besteht eine Trennung der ganglientragenden Längsstränge und besonders bei den Serpulen sind die Seitentheile der Ganglienkette vorne weit auseinandergerückt. Mehr genähert sind die Stränge bei den Sabellen und Hermellen, wo sogar der vordere Abschnitt des Bauchmarks viel kürzere Quercommissuren besitzt als der hintere. Daran schliessen sich endlich die Terebellen, bei denen nur am hintern Abschnitt noch Quercommissuren zwischen den Ganglien deutlich sind, indess der vordere die beiderseitigen Ganglien fast verschmolzen zeigt.

Bezüglich der Ganglien ist die Ausbildung und voluminösere Entwickelung der Hirnganglien im Gegensatze zu den niederen Würmern hervorzuheben. Sehr selten werden beide Hälften durch einen einfachen Knoten vertreten, was z. B. bei Enchytraeus als eine Rückbildung sich ausnimmt. Ein Zerfallen in einzelne lappenförmige Abschnitte, bei den Nemertinen in einfacher Weise angedeutet, tritt in mannichfaltiger Gestaltung hervor. Häufig erscheinen die Lappen als kugelige Vorragungen,

zuweilen fast wie gestielt. Die Hirnganglien sind dann Complexe kleinerer Ganglien.

Auch an den Ganglien des Bauchstranges macht sich eine theils durch voluminösere Ausbildung, theils durch Concrescenz auftretende Differenzirung bemerkbar. Bei den Hirudineen ist das erste Ganglion meist sehr ansehnlich, immer die übrigen an Grösse übertreffend; es entspricht einer grösseren Anzahl einzelner unter einander verschmolzener Ganglien, wie sowohl aus den es zusammensetzenden Abschnitten als auch aus den abtretenden Nervenästen zu ersehen ist. Ein ähnliches Verhalten kehrt am Ende des Bauchstranges wieder, wo das grössere, den Saugnapf versorgende Ganglion durch Verschmelzung mehrerer primitiven Ganglien (bis sieben bei Clepsine) hervorging, die ebensovielen in die Saugnapfbildung eingehenden Metameren entsprechen. Diese Erscheinung des Näheraneinanderrückens (durch Verkürzung der Längscommissuren) einzelner Ganglien findet sich auch bei den Scoleinen, doch ist hier oft noch die Selbständigkeit der Theile an den einzelnen Quercommissuren deutlich erkennbar. Unter den Chätopoden liefern die Hermellen ein Beispiel, deren erste sieben Ganglien jederseits unmittelbar an einander gerückt sind. Die Ausdehnung der Längscommissuren wie die Zahl der Ganglien steht mit der Metamerenbildung in Verbindung. Sehr dicht stehen sie bei den schmalgeringelten Lumbricinen, so dass der ganze Bauchstrang eine dichte Folge von Anschwellungen und Einschnürungen darbietet. Noch mehr sind die Ganglien bei Clymene und bei Cirratulus an einander gerückt.

Aus diesem engeren Zusammentreten der ganglionären Gebilde des Bauchstranges erwacht die Vorstellung einer Analogie mit dem Rückenmarke der Wirbelthiere. Daher ward die Bauchganglienkette auch als »Bauchmark« bezeichnet. Mag man eine Analogie gelten lassen, so ist doch eine Homologie völlig unbegründet. Lage, Genese und Structur bilden die Instanzen, welche jene Annahme zurückweisen. Bezüglich der Structur sei nur hervorgehoben, dass die Ganglienzellen am Bauchstrange in der Peripherie der Ganglien sich finden, deren Inneres wesentlich durch Faserzüge eingenommen wird.

§ 120.

Die Gehirnganglien lassen vorzüglich die Nerven der höheren Sinnesorgane entspringen, und sind je nach der Ausbildung der letzteren in verschiedenem Maassstabe entwickelt. Vor allem sind die Fühlernerven sowie jene der Sehorgane hervorzuheben. (Fig. 64 *o*.)

Die von der Bauchkette entspringenden Nerven treten in der Regel von den Ganglienanschwellungen ab; doch findet sich bei manchen Abtheilungen ein scheinbarer Ursprung von den Längscommissuren, wobei der Nerv immer auf das nächst vorliegende Ganglion zurückgeleitet werden kann. Solche Verhältnisse kommen vor bei Scoleinen, bei Siphonosto-

men, bei Aphrodite, sowie bei Nereïden u. a. Sehr häufig bilden die seitlichen Aeste des Bauchmarks kleine, meist an der Basis der Parapodien gelagerte Ganglien, von denen aus feinere Nervenverzweigungen ihren Ursprung nehmen (z. B. bei Nereiden). Diese Ganglien zeigen sich nicht selten unter einander durch Längscommissuren in Zusammenhang und daraus entsteht ein besonderer, dem Bauchnervenstrange coordinirter Abschnitt des Nervensystems (Pleione).

Eine ähnliche Differenzirung bieten die Eingeweidenerven. In den niederen Abtheilungen der Würmer treten Nerven von den oberen, einzigen Ganglien zum Darmcanale. Solche sind sowohl bei Turbellarien als bei Trematoden beobachtet. Bei den Anneliden erreichen diese Nerven nicht blos eine grössere Entfaltung, sondern erlangen durch Einlagerung von Ganglien einen gewissen Grad von Selbständigkeit. Diesen dadurch zu einem besonderen Systeme von Eingeweidenerven sich gestaltenden Apparat theilt man in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt. Der erstere verbreitet sich auf den Mundtheilen, und ist besonders bei den mit protractilem Rüssel ausgestatteten Chätopoden (Phyllodoce, Glycera u. a.) ansehnlich entwickelt. Der hintere schwächere Abschnitt verläuft dagegen auf dem Darmrohre. Bei den Hirudineen ist ein unpaarer Darmnerv bekannt; bei Lumbricinen setzt sich aus der Schlundcommissur jederseits ein Nerv zu dem Darm auflagernden Ganglien fort, die in verschiedener Zahl beobachtet wurden. Beide Abschnitte müssen, unerachtet ihrer Verbreitung auf physiologisch zusammengehörenden Organen aus einander gehalten werden, denn der vordere Abschnitt verläuft zu willkürlich beweglichen Theilen, wogegen nur der hintere einem echten Darmnervensystem entspricht, und in physiologischer Beziehung als sympathisches Nervensystem bezeichnet werden kann.

LEYDIG, Ueber d. Nervensystem der Anneliden. Arch. f. Anat. u. Ph. 1862.
HERMANN, E., Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis. München 1875.

§ 121.

Von den bisher aufgeführten Formen des Nervensystems der Würmer ist die bei den Solenogastres sich findende in mehrfachen Punkten abweichend. Das Gehirnganglion, bei Chätoderma aus vier Lappen zusammengesetzt, entsendet hier vier Nervenstämme nach hinten. Zwei nehmen mehr einen ventralen Verlauf, zwei finden sich zu den Seiten. Sie vereinigen sich in einem dem Körperende benachbarten Ganglion. Bei Neomenia besteht eine bedeutende Complication. Das Gehirn sendet eine Commissur um den Schlund und jederseits noch einen Commissurstrang zu einem seitlich am Schlunde gelegenen Ganglion, von dem je ein lateraler Nervenstamm entspringt. Beide Seitennerven treten terminal in ein Ganglion (Kiemenganglion) über. Von jedem seitlichen Ganglion geht eine Verbindung zu einem ventral gelagerten Ganglion aus, welches einen

ventral verlaufenden Nervenstamm abgibt, der mit dem anderseitigen durch eine Anzahl von Quercommissuren in Zusammenhang steht. Würden das seitliche und das untere Ganglienpaar als vom Gehirn abgelöste Theile betrachtet werden, so wäre eine bedeutende Annäherung an das Verhalten von Chätoderma erkennbar, und es bestände nur in der Schlundcommissur wie in den Quercommissuren der ventralen Stämme und dem Ausschlusse der letzteren von einer Betheiligung am terminalen Ganglion eine Verschiedenheit. Jedenfalls ist bei Neomenia eine bedeutende Weiterbildung der einfachen Verhältnisse von Chätoderma ausgedrückt. Fernere Gesichtspunkte der Vergleichung darzulegen kann hier um so weniger die Stelle sein als die nähere Kenntniss dieser Thiere erst im Beginne ihres Aufbaues steht.

Sinnesorgane.

Tastorgane.

§ 122.

Die Sonderung der Sinneswerkzeuge tritt bei den Würmern auf eine höhere Stufe. Als Organe der Tastempfindung zeigt das Integument bei den Würmern feinere Texturmodificationen, mit welchen der peripherische Nervenapparat in Verbindung tritt. Gebilde letzterer Art sind die eigentlichen Tastorgane, während die gröberen Vorrichtungen, wie Fortsätze des Integumentes, nur deren Träger sind. Das Wesentliche dieser Organe besteht darin, dass Nervenfasern mit modificirten Zellen des Integumentes in Verbindung stehen, welche letztere in der Regel mit starren borstenähnlichen Fortsätzen (Tastborsten, Taststäbchen) über die Oberfläche des Integumentes vorragen. Bei Rotatorien und Anneliden sind diese Verhältnisse am genauesten erkannt, aber auch in anderen Abtheilungen sind sie nachgewiesen.

Eine grosse Verbreitung zeigen jene Tastborsten unter den Turbellarien und Nemertinen, wo sie bald über den ganzen Körper vertheilt sind, bald am Kopftheile des Körpers reichliche Verbreitung finden. Sie treffen sich an den Tentakeln der Bryozoën. Bei Lumbricinen am Kopfsegmente. In grösserer Verbreitung kommen sie bei den Chätopoden vor. Als Sitz erscheinen bei den Chätopoden sowohl die eigentlichen Fühler und Taster (Fig. 61) als auch die als Cirren bezeichneten Anhänge der Parapodien, sowie die aus Modificationen dieser Cirren hervorgegangenen Gebilde (vergl. § 106). Diese werden durch reichliche Ausstattung mit jenen Endapparaten sensibler Nerven zu complicirteren Tastorganen, die durch ihre Beweglichkeit auf eine höhere Stufe treten.

Eine besondere Complication der Taststäbchen findet sich bei einigen Hirudineen, wo Gruppen jener Gebilde im Grunde becherförmiger Organe eingebettet sind. Solche finden sich am Kopfe in grösserer An-

zahl, vereinzelt an den hinteren Körperringen. Die Anordnung der empfindenden Theile in Vertiefungen der Körperoberfläche begründet die Meinung, dass man es hier keineswegs mit einem speciellen Tastapparat, sondern mit einem Sinnesorgane allgemeiner Natur zu thun habe.

Einen geringeren Differenzirungsgrad als die Taststäbchen oder Tastborsten darstellen, besitzen die Tastpapillen. Sie kommen da zur Ausbildung, wo der Körper von einer stärkeren Cuticularschichte bedeckt wird, und bestehen in konischen oder warzenförmigen, von einem Porencanale durchsetzten Erhebungen der Cuticularschichte. Wir finden solche Tastpapillen bei Nematoden theils in der Nähe der Mundöffnung, theils um die Genitalöffnung regelmässig gruppirt.

§ 123.

Bezüglich ihrer Function wenig sicher bestimmbare, aber wohl den Sinnesorganen beizuzählende Organe bilden wimperntragende, oder sonst durch Eigenthümlichkeiten des Epithels ausgezeichnete Stellen des Körpers, wie die Kopfgruben mancher Nemertinen, die ähnlich auch bei Polygordius vorkommen. Die zur Seite des Kopfes befindlichen Spalten führen in einen engen mit Cilien ausgestatteten Canal, der mit dem Gehirnganglion, direct oder durch Faserstränge verbunden ist. Vielleicht darf auch der im Rüssel von Balanoglossus vorgestellte Apparat hierher gezählt werden. Ob diese Organe der Wahrnehmung von Zuständen des umgebenden Mediums dienen und nach Analogie von Riechorganen fungiren, ist ungewiss.

Sehorgane.

§ 124.

Die Sehorgane der Würmer liefern zahlreiche Beispiele für allmähliche Hervorbildung eines Organes aus indifferentem Zustande. Bei vielen niederen Würmern, Turbellarien, Trematoden, Nemertinen und Räderthieren finden wir an der Stelle, wo Andere deutlicher entwickelte Augen besitzen, oft nur Pigmentflecke, symmetrisch geordnet, entweder unmittelbar dem Gehirne aufsitzend, oder doch in der Nähe desselben. Ueber die Endigungsweise von Nerven in diesen Organen ist nichts bekannt, daher ist es ungewiss, ob solche »Augenflecke« als lichtempfindende Apparate gedeutet werden dürfen.

Bestimmter gestaltet sich unser Urtheil für jene Fälle, wo das Pigment für eigenthümliche Endapparate sensibler Nerven nur eine Hülle abgiebt. Diese Gebilde erscheinen als eigenthümlich modificirte Zellen, die entweder einzeln oder in Gruppen das Pigment durchsetzen und nach Analogie des Verhaltens derselben Gebilde in genauer gekannten Befunden des Sehorganes wohl ohne Zweifel mit Nerven in unmittelbarer Verbin-

dung stehen. Es sind die sogenannten Krystallstäbchen oder Krystallkegel.

Solche Augen finden wir unter den Plattwürmern in ziemlicher Verbreitung bei den Turbellarien (Arten von Mesostomum und Vortex), in der Regel zu zweien auf der oberen Fläche des Kopfes. Viele Seeplanarien besitzen an derselben Stelle eine grössere Anzahl regelmässig angeordneter circumscripter Pigmentflecke, von denen ein Theil gleichfalls einen Krystallkörper umschliesst. Sehr häufig zeigen sich diese Augen frühzeitig beim Embryo als Pigmentflecke; so erscheinen sie bei vielen Trematodenlarven, deren manche jedoch auch deutliche Krystallkörper erkennen lassen (Amphistoma subclavatum, Monostomum mutabile). Bei den endoparasitischen Formen dieser Abtheilung gehen die Sehorgane verloren, indess sie bei manchen ectoparasitischen (Dactylogyrus) fortbestehen. Auch bei Polystomum erhalten sie sich. Den Cestoden fehlen sie in jedem Zustande, wenn man nicht Einzelnen zukommende, hinter den Saugnäpfen liegende, rothe Pigmentflecke als Rudimente solcher Organe ansehen will.

Bei den Nemertinen, wo Augenflecke nicht selten vorkommen, sind wahre Augen nur in wenigen Fällen beobachtet (Polia coronata, Nemertes antonina). Augenflecke und wahre Augen einfacher Form finden sich bei frei lebenden Nematoden (Enoplus) auf dem Schlundringe, indess sie den parasitischen bis auf wenige Ausnahmen mangeln, so dass auch hier die Rückbildung der Sinneswerkzeuge mit dem Parasitismus einhergeht.

In unmittelbarer Auflagerung auf dem Gehirne treffen wir die Sehorgane bei den Räderthieren. Zwei an einander gerückte Pigmentflecke enthalten je ein Krystallstäbchen; oder es besteht nur ein einziges Sehorgan mit einem Krystallstäbchen. Andere tragen da nur einen Pigmentfleck.

Durch eine grössere Anzahl von radiär gestellten Krystallkegeln ist das complicirtere Augenpaar von Sagitta ausgezeichnet, und damit treffen sich Verhältnisse, die an die Annulaten erinnern.

§ 125.

Unter den Annulaten nehmen die Sehorgane der Hirudineen die niederste Stufe ein. Die bei Vielen vorhandenen Augen liegen, wie bei den Plattwürmern, oberflächlich am Kopftheile des Körpers, meist in grösserer Anzahl, symmetrisch vertheilt. In ihrem Baue stimmen sie mit den bei den Tastorganen erwähnten becherförmigen Gebilden so merkwürdig überein, dass hier ein Zustand gegeben zu sein scheint, wo ein specifisches Sinnesorgan sich aus indifferenteren, im Integument entstandenen Empfindungsorganen hervorbildet.

Unter den Anneliden finden wir die Augen bei den Chätopoden meist unter dem Integumente geborgen dem Gehirnganglion aufgelagert,

zu zweien oder zu vieren, selten kommt noch ein unpaares Auge vor. Meist ist ein Paar ansehnlicher ausgebildet, das zweite Paar häufig auf einen Pigmentfleck reducirt. In bedeutenderer Entwickelung treten diese Sehorgane an der Oberfläche des Körpers vor (Sylliden, Nereiden) (Fig. 65. *a*) und können eine grössere Complication des Baues erreichen. So erscheinen die Augen der Alciopen, deren pelagische Lebensweise mit dem hohen Grade der Entfaltung dieses Sinnesorganes in Zusammenhang steht. Dieser Einfluss der Lebensweise wie des Aufenthaltes erweist sich ebenso an den nächst verwandten auf dem Grunde des Meeres lebenden Phyllodocen, mit rudimentären oder höchst einfachen Augen. Der sphärische Bulbus (Fig. 66) erscheint nur in jener höchsten Ausbildung bei den Alciopen mit dem Integumente in Verbindung. Dieses überzieht (*c*) das vordere, stark gewölbte Segment, hinter welchem unmittelbar eine kugelige Linse (*l*) liegt. Das hintere Segment, dessen innerste Schichte die Stäbchenschichte (*b*) bildet, umfasst einen homogenen Glaskörper (*h*). Eine Pigmentschichte (*p*) grenzt die Stäbchenschichte von den weiter nach aussen gelegenen Theilen der Netzhaut ab, welche zu äusserst die Ausbreitung der Sehnervenfasern (*o'*) erkennen lässt. Während in den einfachen Formen des Auges die Endapparate der Nerven im Integumente selbst liegen, sind sie hier in eine concave Schichte zusammengedrängt. Für die Genese dieser Einrichtung ist sowohl die bestehende Vermehrung der percipirenden Elemente wie Bildung lichtbrechender Medien als wirksam zu erachten. Wie die Mehrzahl der im Dunkeln lebenden Scoleinen der Augen gänzlich entbehrt, so erleiden auch diese Organe eine Rückbildung bei den Tubicolen unter den Chätopoden. Die bei den Larven oder noch in späteren Stadien vorhandenen Sehorgane schwinden mit dem Uebergange in die festsitzende Lebensweise, oder werden durch blosse Pigmentflecke repräsentirt.

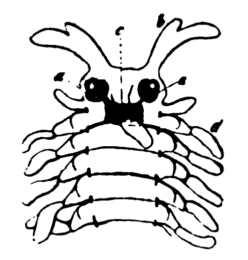


Fig. 65. Kopf mit den vordersten Segmenten einer Myrianida. *a* Augen. *b* Fühler. *c* Unpaarer Stirnfühler. *d* Cirren.

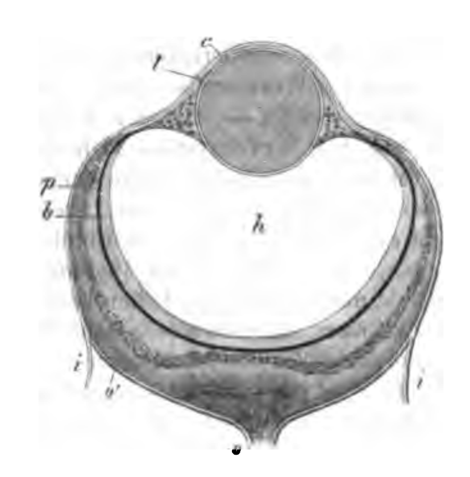


Fig. 66. Auge einer Alciopide (Neophanta celox) nach GREEFF. *i* Integument, das vordere Segment des Bulbus überziehend *c*. *l* Linse. *h* Glaskörper. *o* Sehnerv. *o'* Sehnervenausbreitung. *p* Pigmentschichte. *b* Stäbchenschichte.

Als ein Anpassungszustand anderer Art erscheint bei gewissen Sabelliden (Branchiomma) die Ausbildung von Sehwerkzeugen an den Kiemenbüscheln des Kopfes, wo sie entweder in vielfacher Zahl die Fiederäste der Kiemenfäden besetzen oder auch nur terminal angebracht sind. Eine ähnliche von der ursprünglichen Stätte abweichende Lagerung findet sich übrigens auch noch bei anderen Anneliden. Bei manchen sollen, wie am Kopfsegmente, auch an dem Hinterende des Körpers Augen vorkommen, und endlich zeigt die Gattung Polyophthalmus ausser den Augen am Kopfe noch je ein Augenpaar an jedem Metamer. In diesem Verhalten liegt nicht blos ein für die Würdigung der Metameren wichtiger Umstand, sondern es wird dadurch auch für die Ausbildung von Sehwerkzeugen an sonst nur Sinnesorgane niederer Art tragenden Stellen Zeugniss abgelegt.

Hörorgane.

§ 126.

Als Hörorgane sprechen wir bei den Würmern Organe an, die ähnlich wie bei den Cölenteraten aus einer bläschenförmigen Kapsel bestehen, in der ein festes grösseres Concrement, oder ein Haufen kleinerer sich vorfindet. Nicht selten ist die Kapselwand mit Cilien ausgekleidet, wie aus den zitternden Bewegungen der »Gehörsteinchen« (Otolithen) zu ersehen. Die Schwierigkeit des Nachweises von Nervenverzweigungen bei niederen Würmern — und gerade bei diesen sind jene Organe am meisten verbreitet —, hat den nothwendigen Zusammenhang dieser Organe mit dem Nervensysteme vielfach noch vermissen lassen.

Meist unpaar treten diese Otocysten bei den Turbellarien auf, bei Arten von Monocelis, Convoluta, Proporus, Derostomum. Sie liegen meist dicht an den Hirnganglien, und finden sich in der Regel bei solchen Gattungen, die der Augen oder Augenflecke entbehren. Bei den Nemertinen sind sie nur in einzelnen Fällen beobachtet (Oerstedia). Bei den übrigen Plattwürmern scheinen solche Gehörbläschen nicht verbreitet zu sein, und ebenso fehlen sie den Nematoden.

Erst bei den Anneliden finden sie sich wieder, und zwar paarig, in der Regel an den Seiten des Gehirns (Alciopiden, dann Arenicola, Fabricia, Amphiglena u. a.).

Darmcanal.

§ 127.

Der Darmcanal der Würmer bildet einen entweder in das Parenchym des Körpers eingebetteten oder, bei vorhandener Leibeshöhle in letzterer gelagerten Schlauch, der sich im allgemeinen der Leibesform angepasst zeigt. Die Mundöffnung liegt in der Regel am Vorderende des Körpers,

immer an der ventralen Fläche. Wo ein After vorhanden, ist dieser meist am hinteren Körpertheile, und zwar bald ventral bald dorsal angebracht.

Eine Differenzirung des Darmrohrs in mehrere verschieden fungirende Abschnitte ist durchgehend nachzuweisen, sowie auch häufig noch Hilfsapparate zur Bewältigung der Nahrung am Eingange der verdauenden Cavität hinzutreten. Die drei hier zum ersten Male vorhandenen und als Vorder- oder Munddarm, Mitteldarm und Enddarm unterschiedenen Abschnitte sind um den letzten bei fehlendem After vermindert.

Die primitive Darmform knüpft an die in der Gastrulaform (§ 28) gegebenen Verhältnisse an. Sie erscheint bei Allen in der embryonalen Anlage des Organismus, unter den niederen Würmern auch bleibend, mit nur wenigen Complicationen durch eine blindsackartige Höhlung gebildet, die nur an einer Stelle auf die Oberfläche sich öffnet. Diese Oeffnung dient zur Aufnahme der Nahrung, aber auch zur Entfernung der unverdauten Reste, ist also Mund und After zugleich. Diese Einrichtung findet sich unter den Plattwürmern verbreitet, wo sie bei den Trematoden das ausschliessliche, bei den Turbellarien das vorherrschende Verhalten bildet. Die rhabdocölen Turbellarien zeigen den Darmcanal als einen nur in seinem vorderen Abschnitte deutlich gesonderten, durch den Körper sich erstreckenden einfachen Blindschlauch. Die einfache Mundöffnung bietet eine veränderliche Lage, sie kann am vorderen Körpertheile oder gegen die Mitte der Bauchfläche hin, endlich sogar am hintern Abschnitte angebracht sein und führt in einen, nur Wenigen fehlenden muskulösen Schlundkopf (Schizostomeen), der in vielen Fällen protractil erscheint. Es bildet den am deutlichsten ausgeprägten in vielen Modificationen durch die meisten Abtheilungen der Würmer verfolgbaren Abschnitt des Darmschlauches.

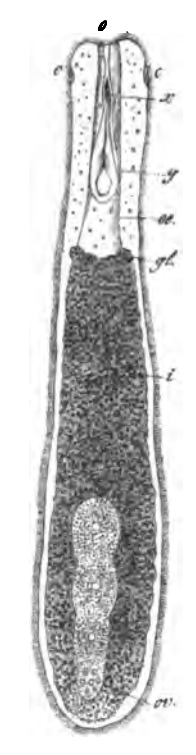


Fig. 67. Prorhynchus fluviatilis. *o* Mund. *oe* Schlund, rüsselartig vorstreckbar. *i* Darm. *gl* Drüsen, die in den Darm münden. *c* Wimpergruben. *x* Stachel in dem über dem Schlunde gelegenen Organe, das bei *y* blindsackartig endet. *ov* Ovarium, nach vorn zu mit einigen auf verschiedenen Entwickelungsstadien befindlichen Eiern.

§ 128.

Bei den dendrocölen Turbellarien ist der Darm der breiten Körperform angepasst. Die Mundöffnung (Fig. 68. *o*) lagert ventral oft nahe

an der Mitte. Der muskulöse Schlund (*p*) zeigt sich häufig in ein rüsselförmiges Gebilde von bedeutender Ausdehnungsfähigkeit umgewandelt, cylindrisch, oder auch in Lappen ausgezogen. Er führt in eine, die Mitte des platten Körpers einnehmende Darmhöhle (*v*), die sich in vielfache gegen den Körperrand verlaufende Aeste verzweigt, durch deren Verbindungen unter einander ein förmliches Maschenwerk entstehen kann (Thysanozoon). Durch die offene Communication der Zweige mit der Centralhöhle wird der Chymus im Körper vertheilt, und damit tritt der Darmcanal in die Function eines Gefässsystems. Eigenthümlich verhalten sich die Landplanarien, insofern ihr Darmrohr nach vorne in einen medianen Schlauch sich fortsetzt, indess er nach hinten sich gabelt. Von beiden Abschnitten gehen zahlreiche und regelmässig angeordnete quere Fortsätze ab.

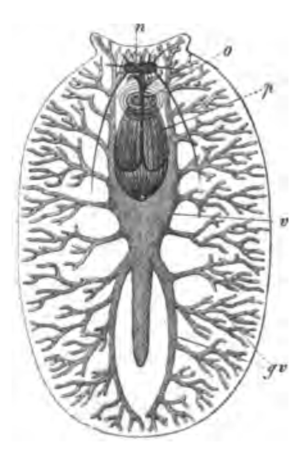


Fig. 68. Verdauungsapparat von Eurylepta sanguinolenta. *o* Mund. *p* Pharynx. *v* Magen. *gv* Verzweigungen der verdauenden Cavität. *n* Nervenknoten (Gehirn). (Nach QUATREFAGES.)

Eine Verzweigung des Darmschlauches ist bei vielen Trematoden vorhanden. Der Darm beginnt mit einer meist am vordern Körpertheile gelagerten Mundöffnung, deren Umgrenzung meist in einen Saugnapf umgebildet ist (Fig. 69 *s*), und darauf folgt wiederum ein muskulöser Schlundkopf (*b*), von welchem der eigentliche Darm entspringt. Dieser besteht in der einfachsten Form als ein Blindsack (Aspidogaster, Gasterostomum) und entspricht darin einer niederen Bildungsstufe, welche bei vielen Trematoden während gewisser Stadien ihres Entwickelungscyclus (in der Redienform) vorwaltet. Bei weiterer Differenzirung theilt sich der Darm häufig in zwei Aeste, die nach hinten verlaufend entweder wieder mit zahlreich getheilten Zweigen in den Körper ausstrahlen (Distoma hepaticum) oder einfache Blindsäcke (*c*) vorstellen (Distoma flavescens, D. lanceolatum). Durch eine zweite Vereinigung der beiden Darmäste kommt eine Bildung zu Stande, wie sie auch bei einigen Planarien besteht. Dass auch bei den Trematoden die Verzweigung des Darms nur auf eine Verbreitung des Tractes im Körper und nicht auf die Bildung heteronomer Abschnitte hinausläuft, ist sowohl aus der Gleichartigkeit des Baues wie der Contenta ersichtlich. Dem

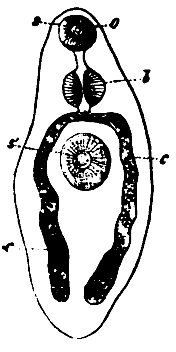


Fig. 69. Darmcanal von Distoma flavescens. *o* Mundöffnung von einem Saugnapfe *s* umgeben. *s'* Bauchnapf. *c* Muskulöser Abschnitt des Oesophagus, als Pharynx erscheinend. *c* Gabelförmig getheilter Darmschlauch.

niederen Zustande dieser Darmform entspricht auch die Textur der Wandung, in der nur die Epithelauskleidung Selbständigkeit beansprucht, indess nach aussen das Gewebe des Körperparenchyms — Bindegewebe — folgt.

Gänzliche Rückbildungen des Darmes erklären sich aus Anpassungen an bestimmte Lebensverhältnisse, bei welchen die Ernährung wohl auf endosmotischem Wege durch das Integument erfolgt. Diese durch den Parasitismus eingeleitete Erscheinung erreicht in der Sporocystenform der Trematoden den höchsten Grad. Der Mangel des Darmcanals wird endlich bei den Cestoden zur Regel, wo der Darm selbst nicht einmal vorübergehend erscheint. Auf ähnliche Weise — durch Parasitismus — ist wohl auch den Acanthocephalen der Darm gänzlich verloren gegangen.

Den durch den Mangel einer Afteröffnung als niedere Zustände sich kundgebenden Formen des Darmrohrs stellen sich durch den Besitz eines Afters Ausgezeichnete schon unter den Plattwürmern gegenüber. Hieher gehören von den rhabdocölen Turbellarien die Microstomeen, denen sich die Nemertinen anreihen, deren Darmrohr in ziemlich gleichmässiger Gestaltung mit einer länglichen, hinter dem centralen Nervensysteme liegenden ventralen Mundöffnung beginnt. Ans vordere Körperende ist der Mund bei Malacobdella gerückt. Ein muskulöser, meist nur wenig entwickelter Schlund führt in den seitlich vielfach ausgebuchteten Darmschlauch. Dieser füllt zum grössten Theile die Leibeshöhle, an deren Wandungen er durch Muskelfäden befestigt wird. Seitliche Ausbuchtungen des Darmrohrs besitzen zuweilen eine regelmässige, auf Beginn einer Metamerie deutende Anordnung. Sie ist am bedeutendsten bei Pelagonemertes ausgeprägt, welche Form dadurch an dendrocöle Turbellarien erinnert.

§ 129.

Bei den Nemathelminthen sind alle drei Abschnitte des Darmrohrs allgemein vorhanden. Dasselbe bildet in Anpassung an die Körperform einen langen, den Körper durchziehenden Canal, der in der Mitte des vordern Körperendes mit dem Munde beginnt, und näher oder entfernter vom Schwanzende mit einer ventral gelegenen Analöffnung abschliesst. Der vorderste Abschnitt (Speiseröhre) stellt einen engen Canal vor, dessen Wände nach hinten allmählich in einen dickwandigen Schlundkopf (Fig. 70) übergehen. Dieser ist vom übrigen Darme deutlich abgesetzt, und durch eine Muskulatur ausgezeichnet, die ihn als Saugapparat wirken lässt. Die vom Munde her diesen Abschnitt auskleidende Chitinschichte bildet nicht selten leistenförmige Vorsprünge oder zahnartige Gebilde. Der hierauf folgende Mitteldarm (Chylusmagen), in der Regel der ansehnlichste Abschnitt, besitzt eine einfache, häufig nur durch eine Zellenschichte gebildete Wandung,

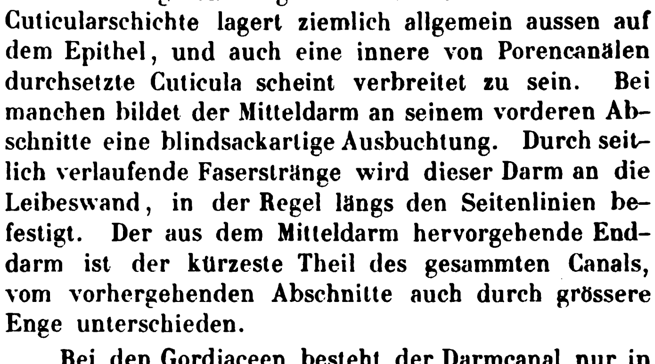
die bei einzelnen (Heterakis vesicularis, Oxyuris vermicularis) stellenweise mit einem Muskelbeleg von Ringfasernetzen versehen ist. Eine Cuticularschichte lagert ziemlich allgemein aussen auf dem Epithel, und auch eine innere von Porencanälen durchsetzte Cuticula scheint verbreitet zu sein. Bei manchen bildet der Mitteldarm an seinem vorderen Abschnitte eine blindsackartige Ausbuchtung. Durch seitlich verlaufende Faserstränge wird dieser Darm an die Leibeswand, in der Regel längs den Seitenlinien befestigt. Der aus dem Mitteldarm hervorgehende Enddarm ist der kürzeste Theil des gesammten Canals, vom vorhergehenden Abschnitte auch durch grössere Enge unterschieden.


Fig. 70. Darmcanal eines Nematoden (Schema).

Bei den Gordiaceen besteht der Darmcanal nur in den endoparasitischen Jugendzuständen, und erliegt mit der Ausbildung der Geschlechtsorgane einer regressiven Metamorphose. Bei Gordius soll sogar die Mundöffnung schwinden. Der frei gewordene Organismus verwerthet das in früheren Zuständen durch den Darm gewonnene Material zur Production von Zeugungsstoffen. nachdem er den Parasitismus und damit die Nahrungsaufnahme aufgegeben hat.

Die Chätognathen reihen sich bezüglich des Darmcanals in manchen Punkten an die Rundwürmer an, allein die Verbindung des Darms mit der Leibeswand geschieht auf eine andere Weise, nämlich in der dorsalen und ventralen Medianlinie. Borstenartige, reihenweise zur Seite der Mundöffnung stehende Haken dienen als Greiforgane.

§ 130.

Mit einer scharfen Sonderung in die drei primitiven Abschnitte verbinden sich bei den Bryozoën höchst einfache Zustände der Ernährungsorgane. Die von den Tentakeln umstellte, oder doch in Mitte des dieselben tragenden Lappens gelagerte Mundöffnung wird bei einer Abtheilung (Phylactolaemata) von einem beweglichen Vorsprunge — dem Epistom — überragt. Von da führt sie gerade abwärts in ein Munddarmstück (Fig. 71. *A. oe*), welches bei einigen erweitert, oder auch an einer Stelle durch Bildung zahnartiger Vorsprünge in einen Kaumagen umgewandelt ist (Bowerbankia, Vesicularia). Von dem noch mit Cilien bekleideten Munddarm setzt sich der zweite Abschnitt durch eine Einschnürung als Mitteldarm (*v*) ab. Dieser fungirt als Magen, und bildet einen meist weit in die Leibeshöhle hinabsteigenden Blindsack. Aus einer Verengung des etwas tiefer gelegenen Pylorustheiles

setzt sich der Enddarm, neben dem Munddarm empor steigend, zum After (*B. a*) fort, der zwar der Mundöffnung nahe, aber immer unter- und ausserhalb des Tentakelkranzes gelagert ist. Zuweilen bietet auch der Enddarm noch eine Erweiterung dar (Flustra).

Als accessorische Organe der Ernährung fungiren die wimpernden Tentakel, durch welche den festsitzenden Thieren mit dem wechselnden Wasser Nahrung zugeführt wird.

Bei den Pedicellinen sind dieselben Abschnitte unterscheidbar, wie bei den echten Bryozoën, allein der Magen entbehrt des Blindsackes.

Der Darmcanal der Räderthiere bietet einestheils noch Anschlüsse an niedere Zustände, indem er bei fehlendem Enddarm (Arten von Notommata) nur aus dem Mund- und Mitteldarm besteht, andrerseits bietet er eine höhere Stufe durch die Differenzirung von Kauwerkzeugen im vordersten Abschnitte. Diese werden durch seitlich gegeneinander gerichtete mit Zahnleisten u. dergl. versehene Chitinbildungen vorgestellt (Fig. 43. *m*). Er beginnt mit dem unter dem Wimpersegel liegenden Munde, und ist von dem (gewöhnlich als »Magen« bezeichneten) Mitteldarm durch geringere Weite unterschieden. Wo aus dem Mitteldarm noch ein Enddarm sich fortsetzt, begiebt sich dieser zur Dorsalfläche des Körpers, um in einen mit der Ausmündung des Excretions- und Geschlechtsapparates gemeinschaftlichen Raum, die Cloake, sich zu öffnen, eine Eigenthümlichkeit, welche wenig Anschlüsse an andere Abtheilungen darbietet.

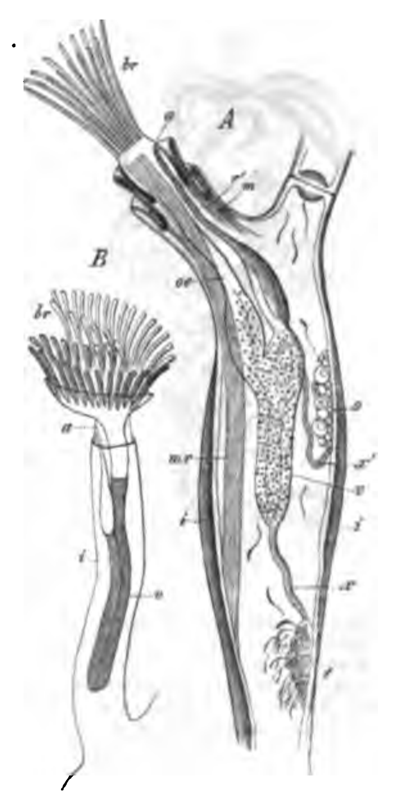


Fig. 71. Organisation von Bryozoën. *A* Plumatella fruticosa. *B* Paludicella Ehrenbergii. *br* Tentakelförmige Kiemen. *oe* Munddarm. *v* Magen. *r* Enddarm. *a* Afteröffnung. *i* Körperhülle (Gehäuse). *x* Hinterer, *x'* vorderer Strang, an deren Insertion an der Körperwand die Geschlechtsproducte sich entwickeln. *t* Hoden. *o* Ovarium. *m* Rückziehmuskeln des vorderen Abschnittes der Körperhülle. *mr* Hauptrückziehmuskel. (Nach Allman.)

§ 131.

Bei den Gephyreen erscheinen die drei Abschnitte des Darmcanals meist nur während der Jugendzustände deutlich: bei einzelnen auch noch später (Priapulus), während bei anderen mit dem Auswachsen des

Darmrohrs in die Länge die Sonderung weniger bemerkbar ist. Der Darm bildet dann meist ein den Körper mehrfach an Länge übertreffendes Rohr, mit nur geringen Verschiedenheiten des Durchmessers. Es ist entweder in mehrfache zum Theil spiralig gewundene Längsschlingen gelegt, und dann findet sich der After an der Rückenfläche des Thieres (Sipunculus, Phascolosoma), oder der Darm (Fig. 72. *i*) steigt ohne bedeutende Längsschlingen mit vielen kürzeren Windungen zum Hinterleibsende hinab, um in den dort befindlichen After überzugehen (Echiurus, Bonellia). Während die letzteren durch die aborale Lage des Afters mit den meisten übrigen Würmern übereinstimmen, scheinen die Sipunculiden sich weiter davon zu entfernen. Es liegt aber in der That hier nur eine Weiterbildung der auch sonst bei Würmern verbreiteten dorsalen Afterlage vor, welche die Homologie des Darmes mit jenem anderer Würmer in keiner Weise beeinträchtigt.

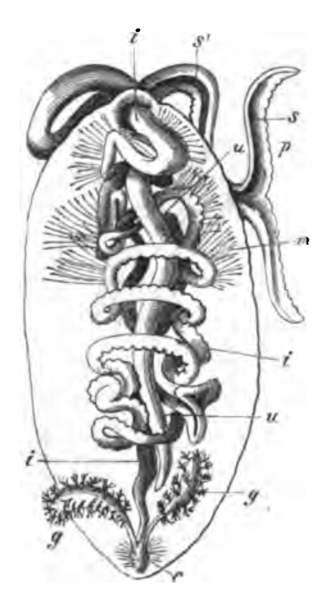


Fig. 72. Darmcanal von Bonellia. Der Rüssel des Thieres ist in mehrere Windungen gelegt, so dass er nicht vollkommen sichtbar ist. *p* Vorderende des Rüssels. *s*, *s'* Rüsselrinne. *i i* Darmcanal. *m* Mesenterialfäden (nur am vorderen Theile des Darmes gezeichnet, *g* Excretionsorgane. *c* Cloake. *u* Uterus. (Nach Lacaze-Duthiers.)

§ 132.

Die Metamerie des Körpers der Annulaten beeinflusst das Verhalten des Darmrohrs, doch zeigen sich hier auch mancherlei andere Differenzirungen, die aus Anpassungen an eine veränderte Lebensweise hervorgingen. Die erste Anlage des Darmcanals ist auch hier eine blindsackförmige Einstülpung. Der afterlose, bei den meisten Plattwürmern persistente Zustand wird hier in einem frühern Entwickelungsstadium durchlaufen. Der Eingang in den Vorderdarm bietet schon bei Hirudineen die reichsten Differenzirungen dar. Bei einigen sind am protractilen Schlunde grössere Complicationen ausgeprägt, bei andern bestehen solche in Bewaffnung des Einganges mit Chitinleisten, welche Anfänge von Kieferbildungen vorstellen. Bei der Mehrzahl dagegen ist der Mitteldarm mit taschenartigen, bei Clepsine sogar verzweigten, Ausbuchtungen besetzt (Fig. 73), von welchen die beiden letzten zuweilen als längere Blindschläuche (*c*) an dem engern Enddarme bis ans Körperende hinablaufen (Clepsine, Haemopis). Diese sind die einzigen Cöcalbildungen am Darme von Aulacostomum. Bei anderen sind die Blindsäcke nur durch Einschnürungen angedeutet. In allen Fällen entsprechen

diese Einrichtungen der auch am Nervenstrange ausgedrückten Metamerenbildung.

Eine Trennung des Munddarms in mehrere oft sehr verschiedene Abschnitte herrscht fast durchgehends bei den Anneliden. Ein mittlerer Abschnitt macht sich durch stärkeren Muskelbeleg bemerkbar, und wird vom Mitteldarm durch ein bald längeres, bald kürzeres Stück getrennt. Unter den Scoleinen ist dieser als »Muskelmagen« bezeichnete Theil sehr mächtig entwickelt (Lumbricus). Er nimmt das Ende des Munddarmes ein. Weiter gegen die Mitte des letzteren findet er sich bei den meisten Chätopoden, häufig mit einem Besatz von Zähnchen, die wie Kiefer gegen einander wirken. Bald ist nur ein Paar solcher Kieferstücke vorhanden (Fig. 55. *m*), bald bestehen mehrere Paare, die wieder im Einzelnen sehr von einander verschieden sind, und einen complicirten Apparat (Fig. 75) zusammensetzen. Sehr mächtig ist dieser Abschnitt bei den Aphroditeen entwickelt. Er kann wie bei noch vielen anderen Raubanneliden (Phyllodoce, Glycera u. a.) hervorgestreckt werden, wobei der vordere sich umstülpende Abschnitt an die Aussenfläche des »Rüssels« zu liegen kommt. Zuweilen besitzt dieser protractile Theil eine bedeutende Länge.

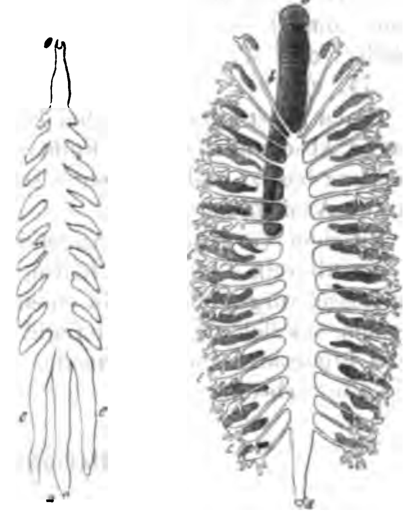


Fig. 73. Darmcanal von Sanguisuga. *o* Schlund. *c* hinteres Blinddarmpaar. *a* Analöffnung.

Fig. 74. Darmcanal von Aphrodite. *o* vorderer Theil. *h* mittlerer (muskulöser) Theil des Munddarmes. *c* verzweigte Cöcalanhänge des Mitteldarms. *a* Analöffnung.

Die ganze Einrichtung ist rückgebildet bei den Tubicolen, wozu bereits Arenicola den Uebergang zeigt. Der dritte Abschnitt des Munddarms ist bei den Scoleinen wenig ausgebildet, mehr bei den Chätopoden, bei denen er häufig mit ein paar Blinddärmen besetzt erscheint (Syllis, Arenicola).

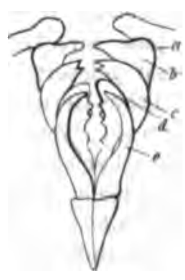


Fig. 75. Kieferapparat einer Eunice (Lysidice). *a*—*e* Paare von Kiefertheilen. (Nach Milne-Edwards.)

Der Mitteldarm bildet den grössten und auch den gleichmässigsten Abschnitt des gesammten Darmrohrs. Er verläuft meist ganz gerade, seltener in Windungen oder Schlingen gelegt. Indem von der Leibeswand her muskulöse Lamellen oder auch einzelne Fäden von der Grenze der Metameren

an ihn herantreten, wird er nicht nur dadurch befestigt, sondern auch in einzelne, letzteren entsprechende, häufig gebuchtete Abschnitte gegliedert. Solche Ausbuchtungen sind in der Familie der Aphroditeen, ähnlich wie bei den Hirudineen, zu grösseren Anhängen entwickelt, die sogar wiederholte Verzweigungen darbieten können (Fig. 74. *c*).

Einen meist kurzen, nur bei Tubicolen und bei Arenicola ansehnlicheren Abschnitt stellt der Enddarm vor, der selten eine mittlere Erweiterung besitzt und meist ohne scharfe Grenze aus dem Mitteldarme sich zur Analöffnung fortsetzt.

Mit dem Verhalten des Anneliden-Darmrohrs stimmt das von Myzostoma überein. Der Munddarm wird durch einen langen protractilen Rüssel vorgestellt, der in einen erweiterten Mitteldarm leitet, von welchem aus sich ein engerer Enddarm zur Afteröffnung begibt. Verästelte Blindsäcke sind von beiden Seiten des Mitteldarms aus durch den Leib verbreitet.

Darmkiemen.

§ 133.

Die Ausbildung der respiratorischen Function des Darmrohrs bringt an letzterem besondere Einrichtungen hervor, welche bei Balanoglossus hoch entfaltet erscheinen. Der vordere Abschnitt des Darmrohrs ist hier durch zwei laterale Vorsprünge in zwei übereinander liegende Halbrinnen geschieden, die der Länge nach zwischen den beiderseitigen Vorsprüngen unter einander communiciren. Die eine, die ich als untere betrachte, führt direct zum Anfange des ausschliesslich als Nahrungscanal fungirenden Darmtheiles. Ihr Wimperbesatz fördert die Nahrungstheile in jene Strecke, fungirt nutritorisch. Die andere Halbrinne dagegen, dorsal gelagert, fungirt respiratorisch. Sie trägt in ihrer Wandung ein zierliches Gerüste mit Epithel überkleideter Chitinlamellen als Kiemengerüste. Zwischen den Kiemenbogen, sowie den sie bildenden mehrfachen Lamellen finden sich Spalten, welche jederseits zu einer Reihe von Oeffnungen (Spiracula) führen und mit diesen auf der Körperoberfläche ausmünden. Am Kiemengerüste verbreitet sich ein Gefässnetz. Durch die Mundöffnung aufgenommenes Wasser strömt durch die obere, respiratorische Halbrinne in jenen Kiemenapparat und gelangt durch die Reihe der Spiracula wieder nach aussen.

Der Enddarm vieler Anneliden lässt eine Wasseraufnahme wahrnehmen, welche vielleicht mit einer respiratorischen Function dieser Darmstrecke in Zusammenhang steht. Eine Ausbildung von besondern Respirationsorganen ist an diesem Abschnitte nicht beobachtet. Ob die bei Neomenia im Enddarme vorkommenden Gebilde wirklich Kiemen sind, bedarf noch der Feststellung, ebenso wie für die morphologische Bedeu-

tung der ausstülpbaren Kiemen von Chätoderma noch genauere anatomische Kenntniss dieser Organe nöthig ist.

Anhangsorgane des Darmcanals.

§ 134.

Der Darmcanal der Würmer steht mit mancherlei Drüsenapparaten in Verbindung, welche als Differenzirungen der Darmwand, speciell des Entoderms zu gelten haben. Einzelne Zellen oder Zellgruppen erscheinen in einem von benachbarten Zellen differenten Verhalten, und geben sich damit als besondere Organe kund, die durch ihre Lagerung in der Darmwand oder endlich ausserhalb derselben, und dann durch Ausführgänge mit dem Darmlumen verbunden, verschiedene Grade der Selbständigkeit besitzen. Nach ihrer Beziehung zu den einzelnen Abschnitten des Darms müssen sie unterschieden werden.

In den Munddarm, dicht hinter dem muskulösen Schlunde einmündende kleine Gruppen einzelliger Drüsen sind bei den rhabdocölen Turbellarien vorhanden. Bei den Trematoden werden ähnliche Gruppen im Vorderende des Leibes gelagerter, in der Nähe des Mundes mündender Zellen gleichfalls als Munddarmdrüsen angesehen. Im sogenannten Schlundkopfe der Nematoden sind drüsige Bildungen beobachtet, sowie auch deutliche Drüsenzellen in der Nähe der Mundöffnung.

Bei den Annulaten sind es besonders die histologisch genauer durchforschten Hirudineen, bei welchen eine grössere Anzahl einzelliger Drüsen, bei den mit einem Rüssel versehenen in diesem, bei den mit Kiefern ausgestatteten an letzteren ausmünden. Unter den Anneliden findet sich am letzten Abschnitte des Munddarmes dicht hinter dem muskulösen Theile bei den mit Schlundkiefern ausgerüsteten Nereïden u. a. ein Paar gelappter Drüsenschläuche vor (vergl. Fig. 55. *gl*), welche Modificationen der bei Sylliden vorhandenen einfacheren Schläuche vorstellen. An derselben Stelle sind auch die Räderthiere mit Drüsenanhängen versehen. Man pflegt diese in sehr mannichfaltigen Functionsverhältnissen sich darstellenden Drüsen als »Speicheldrüsen« zu bezeichnen.

§ 135.

Die mit dem Mitteldarme verbundenen Drüsenorgane ist man gewohnt als gallebereitende oder als »Leber« anzusehen. Man muss sich hüten, in diesen Bezeichnungen etwas anderes als ein Hilfsmittel zur bequemeren Unterscheidung zu suchen. Gesonderte Drüsen fehlen dem Mitteldarme der Würmer fast durchgehend, dagegen findet sich

das Epithel meist derart von jenem anderer Darmabschnitte ausgezeichnet, dass eine secretorische Bedeutung nicht unwahrscheinlich ist. Dies ist durch eine häufig vorhandene körnige Beschaffenheit der Zellen, wie durch eine verschiedene Färbung des Zelleninhaltes angedeutet. Letzterer Umstand dürfte vielleicht grösseres Gewicht besitzen als der erstere, da dieser ebenso durch die absorbirende Function des Darmepithels hervorgerufen sein kann. Durch dieses Verhalten ist der Mitteldarm bereits bei den Bryozoën ausgezeichnet, und auch bei den Räderthieren macht sich die Differenzirung der Epithelschichte bemerkbar. Einen höhern Grad erreicht dieses Verhalten bei den Plattwürmern (Planarien, manche Trematoden), deren Darmverzweigungen (vergl. Fig. 68) vorzugsweise der Sitz jener Eigenthümlichkeit sind, so dass sie als secretorische Anhangsgebilde betrachtet werden dürfen. Noch mehr können in den seitlichen Anhängen des Mitteldarms der Aphroditen (vergl. Fig. 74) selbständige Drüsen erkannt werden, die durch allmähliche Verengerung und Verlängernng der bei Verwandten dieser Gattung bestehenden einfacheren Darmanhänge sich bildeten. Endlich sind hier noch die schlauchartigen Darmanhänge von Balanoglossus zu erwähnen, die den ganzen Darmcanal vom respiratorischen Abschnitte an dorsal besetzen und nach den Körpersegmenten gruppirt sind.

Dem Enddarme, und zwar meist in der Nähe der Analöffnung, ist in einigen Ordnungen eine dritte Abtheilung von Drüsen angefügt, die am genauesten bei den Nematoden bekannt sind. Den Anneliden scheinen solche Drüsen zu fehlen. Dagegen finden sich in oft ansehnlicher Entfaltung Drüsenorgane am Enddarme der Gephyreen vor, welche wir den Excretionsorganen zuweisen.

Leibeshöhle.

§ 136.

Die erste Sonderung eines zwischen Darmschlauch und Integument gelegenen, zur Bildung eines Gefässsystems führenden Hohlraumsystems geschieht bei den Würmern mit der Entstehung einer L e i b e s h ö h l e durch eine im Mesoderm stattfindende Spaltung. Die Verbreitung des durch den Darm gewonnenen Nährmaterials im Organismus erfolgt dann nicht mehr wie bei den Cölenteraten mit continuirlicher von der Darmwand ausgehender Durchtränkung der Gewebe, sondern es sammelt sich die e r n ä h r e n d e F l ü s s i g k e i t in einem perienterischen Raume und vermag hier sowohl mit vom Darmcanal als vom Integumente differenzirten Organen in Beziehung zu treten.

Bei einer grossen Anzahl von Würmern fehlt jener perienterische Raum (C ö l o m) entweder vollständig, oder er ist nur in einzelnen Spuren vorhanden. Die Mehrzahl der Plattwürmer gehört hieher, dann die Nemathel-

minthen, auch einzelne Andere wie Pedicellina. Bei Landplanarien verlaufen zwei von bindegewebigem Balkenwerk durchzogene Räume in der Länge des Körpers und vertheilen sich vielfach vorne. Sie sind als Andeutungen eines solchen Cöloms anzusehen. Ausgebildet ist das Cölom bei Räderthieren, und fast allen Annulaten. Einen continuirlichen, meist sehr weiten Raum bildet es bei den Bryozoën, auch bei den Gephyreen. Bei den Annulaten entspricht das Verhalten des Cöloms der Metamerie des Körpers. Von der Leibeswand erstrecken sich Scheidewände (Dissepimente) zum Darmrohr und bilden eine Folge einzelner, je einen Darmabschnitt etc. enthaltender Kammern, Verhältnisse die bereits bei Nemertinen beobachtet sind. Mit der Reduction der Dissepimente auf einzelne Stränge fliessen die Kammern mehr oder minder vollständig zusammen. So geht bei vielen bald auf einzelnen, meist am Vordertheile des Körpers gelegenen Strecken, bald auch in der ganzen Länge eine Auflösung der Einzelkammern und die Bildung eines einzigen, meist noch von Dissepiment-Resten in Gestalt von Fäden oder Faserzügen durchsetzten Leibesraumes hervor. Diese Fasern erhalten den Darm in seiner Lage, besonders beim Bestehen von Darmwindungen. (Vergl. von Bonellia Fig. 72. *m.*)

Die perienterische Flüssigkeit ist meist wasserklar und führt bei den Meisten Formelemente, zuweilen in reichlichem Maasse. Bei Communicaton des Gefässsystems mit der Leibeshöhle ist das Contentum der letzteren mit jenem des ersteren gemeinsam. Die Bewegung der Flüssigkeit ist von den Actionen der Körperwand abhängig, somit vollzieht die Locomotion bei vielen zugleich einen Umtrieb der ernährenden Flüssigkeit und damit erscheint die niederste Form des Kreislaufs.

Die Leibeshöhle steht durch mancherlei Einrichtungen in Communication mit dem umgebenden Medium, dem Wasser. Hieher zählt der Excretionsapparat mit seinen inneren Mündungen (vergl. § 142), aber auch noch besondere Oeffnungen sind bekannt. So bei den Bryozoën, wo eine solche Oeffnung zugleich zur Ausfuhr der Geschlechtsproducte dient, dann bei den Rotatorien, deren Oeffnung meist in eine Röhre (Sipho) ausgezogen ist (vergl. Fig. 81. *s*). Auch für die Anneliden ist das Vorkommen ähnlicher Oeffnungen erwiesen.

Gefässsystem.

§ 137.

In den im Mesoderm sich sondernden Hohlraumbildungen ist der Anfang für die Entstehung eines complicirteren Canalsystems zu sehen, welches allmählich besondere Wandungen empfangend in Blutgefässe übergeht. Längscanäle bilden die ersten Hauptstämme, wie zuerst bei den Nemertinen ersichtlich ist. Von den drei Hauptstämmen nehmen zwei (Fig. 76. *ll*) einen lateralen Verlauf; ein dritter (*d*) liegt dorsal in der Mittellinie. In der Kopfgegend bilden die Seitengefässe mehrfache, in

der Regel das Gehirn umziehende Windungen, und verbinden sich mit dem Rückengefässe, sowie weiter nach vorn zu untereinander. Am hintern Körperende stehen alle drei Stämme auf einfachere Weise unter sich in Verbindung. Mit diesen drei Gefässstämmen stehen bei einigen Gattungen noch andere in Zusammenhang: dünne Quergefässe verbinden Rücken- und Seitengefäss in regelmässigen Abständen. Dadurch zeigt die ganze Einrichtung eine Art von Gliederung und entspricht der auch sonst angedeuteten Metamerie.

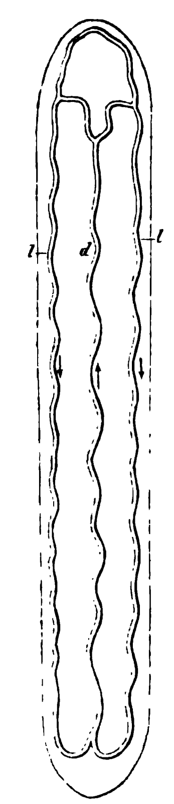


Fig. 76. Schema des Gefässsystems der Nemertinen. *d* dorsaler Längsstamm. *l*, *l* Seitengefässe. Die Pfeile bedeuten die Richtung des Blutstroms.

Das bei den Acanthocephalen im Integumente verzweigte Canalsystem, welches auch mit den Canälen der Lemnisci (S. 186) sich verbindet, kann hier nicht angeschlossen werden. Welcher morphologischen Gruppe von Organen es angehört, ist unentschieden.

§ 138.

Das Gefässsystem der Annulaten knüpft sich an jenes der Nemertinen in allen wesentlichen Verhältnissen an. Fast bei allen bestehen dorsale und ventrale oder auch lateral verlaufende Längsstämme, die durch Queranastomosen unter einander verbunden sind und vorne wie hinten in einander übergehen. Das dorsale, über dem Darm verlaufende Längsgefäss bietet die constantesten Verhältnisse: es ist stets contractil, und der Blutstrom bewegt sich in ihm von hinten nach vorne zu. Es entspricht dem dorsalen Mediangefässe der Nemertinen, sowie die beiden Lateralstämme der letzteren dem ventralen Gefässe der Annulaten entsprechen dürften. Diese Gefässe sind nicht bei allen Annulaten abgeschlossen, vielmehr stehen sie auch mit weiteren Räumen in Zusammenhang, die eine Leibeshöhle repräsentiren. Das gesammte Gefässsystem ist in diesem Falle nicht vollständig gesondert. Die Leibeshöhle persistirt in offner Verbindung mit dem Gefässsystem bei den Hirudineen, wie daraus hervorgeht, dass Organe, die sonst in ersterer liegen, in blutführende Räume eingeschlossen sind. Solcher Sinusse bestehen gewöhnlich drei. Ein mittlerer, den Haupttheil der Leibeshöhle darstellend hält bei Clepsine und Piscicola den Darmcanal und das Bauchmark umschlossen, vielleicht auch einen Theil des Dorsalgefässes, wo nicht, wie bei Piscicola, ein besonderer dasselbe bergender Sinus besteht. Zwei pulsirende laterale Gefässe (s. oben Fig. 61. *B. l*) stehen theils mit dem Mediansinus, theils unter sich durch Queranastomosen in Verbindung. Bei Hirudo und Verwandten erscheint der

Mediansinus nur am Kopftheile in seiner früheren Beziehung, indem er den Schlundring umgibt. Am übrigen Körper ist er nur ventral entwickelt, und hält das Bauchmark (s. oben Fig. 61. *B*. *n*) umschlossen. Dieses Schwinden des grossen Sinus ist auf Rechnung der Ausbildung eines feinen Gefässnetzes zu setzen, welches an seiner Stelle sich entwickelt hat, und ähnlich auch die Querverbindungen der Längsstämme betrifft. Aus den auf den Darm sich vertheilenden Gefässen bilden sich neue Längsstämme. Während hier durch Combination der primitiven Medianstämme mit einem aus Lacunen der Leibeshöhle sich sondernden Canalsysteme ein complicirter Apparat sich ausbildet, kann durch völliges Verschwinden jener Medianstämme das ganze Gefässsystem sich einfacher darstellen. Solches ist bei Nephelis der Fall, wo ein weiter Mediansinus und zwei Lateralgefässe vorkommen.

Dieser aus einem lacunären System hervorgegangene Gefässapparat ist auf die Hirudineen beschränkt, denn bei den Anneliden ist die Scheidung des Gefässsystems von der Leibeshöhle fast durchgehend entwickelt. Wo sie fehlt, sind nicht Weiterentwickelungen, wie sie die Differenzirung der Leibeshöhle der Hirudineen bot, sondern Rückbildungen im Spiele.

Das Rückengefäss lagert in der Regel dem Darmcanal unmittelbar auf, und erscheint häufig in eine denselben bekleidende Drüsen-Schichte eingebettet. Ausser den vorderen und hinteren Verbindungen finden noch seitliche, den Metameren entsprechende statt. Sie theilen sich in solche, die den Darm unmittelbar umfassen und in dessen Wand oft ein reich entwickeltes Capillarnetz herstellen (viscerale Gefässe) und in solche, welche in die Leibeshöhle ragen, entweder zu den Wandungen derselben, oder zu den Anhangsgebilden gehen (parietale Gefässe). Bei den Scolcinen ist das Verhalten der Anordnung meist gleichmässig durch den ganzen Körper. Als pulsirende Theile erscheinen ausser dem dorsalen Längsstamme häufig noch die Quergefässe, die dann zu einem oder mehreren Paaren beträchtlich erweitert sind (Fig. 77. *c*). In dieser Differenzirung eines Abschnittes des Gefässsystems ist der Anfang zur Ausbildung eines Centralorgans für den Kreislauf, eines Herzens, zu erkennen. Sehr selten ist das Bauchgefäss contractil. Durch Entwickelung feiner Gefässnetze, wie solche z. B. bei Lumbricus als Capillaren im Körper weit verbreitet sind, entstehen neue Complicationen des Baues. Branchiobdella schliesst sich im Gefässsystem an die einfacheren Befunde der Scoleinen an.

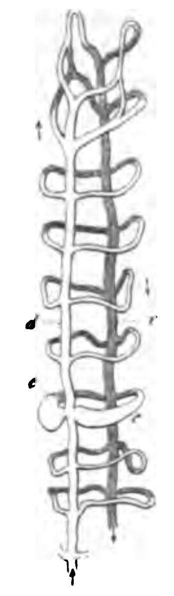


Fig. 77. Vorderer Abschnitt des Blutgefässsystems einer jungen Saenuris variegata. *d* Dorsalgefäss. *v* Ventralgefäss. *c* Herzartig erweiterte Queranastomose. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an.

§ 139.

Von umgestaltendem Einflusse auf die Vertheilung und Differenzirung des Blutgefässsystems ist die Entwickelung der Athmungsorgane. Bei den Scoleinen sind solche nicht als discrete Organe vorhanden, und es kommt entweder der gesammten Körperoberfläche, oder der Leibeshöhle durch Wasseraufnahme eine Bedeutung für die Athmung zu. Wir sehen daher keine belangreichen Verschiedenheiten des Gefässapparates an den einzelnen Körperabschnitten, und nur bei einigen im Schlamme des Süsswassers lebenden, deren Hinterleib bei der Respiration vorwiegend betheiligt ist, zeigen die parietalen Gefässschlingen eine mächtigere Entfaltung (Lumbriculus).

Auch unter den Chätopoden sind noch jene einfacheren Verhältnisse vorhanden, doch wird die grössere Differenzirung des Kopfes sowie des Munddarmes von einigen Aenderungen des Gefässsystems begleitet. Mit dem Auftreten von Kiemen setzt sich der parietale Gefässapparat in diese fort, im einfachsten Verhalten tritt eine Gefässschlinge in den als Kieme fungirenden Anhang. Dabei ergibt sich die Andeutung einer allmählichen Trennung in einen arteriellen und venösen Abschnitt. Dieser Zustand wiederholt sich mit der Vertheilung von Kiemen über eine grosse Anzahl von Metameren, wie solches z. B. bei Eunice, auch noch bei Arenicola, besteht. Vom Dorsalstamme gehen hier ausser zum Darme, noch Gefässe zu den seitlich sitzenden Kiemen, von denen wieder je ein Gefäss in den Bauchstamm zurückführt (Fig. 78). Aehnlich verhalten sich die Hermellen, deren Kiemen nur einen einzigen centralen Hohlraum besitzen, so dass keine anatomische Scheidung für das ein- und austretende Blut besteht. Bei Arenicola findet sich dies Verhalten nur an der hintern Körperhälfte. Für die vordere Hälfte der Kiemen tritt das eine Kiemengefäss zum Hauptbauchstamme, das andere zu einem visceralen Ventralgefässe.

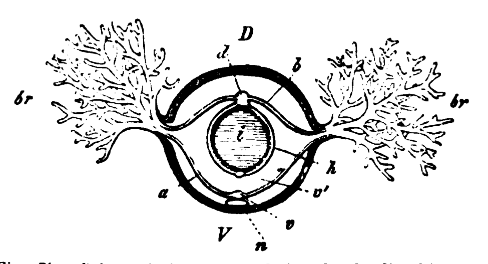


Fig. 78. Schematischer Querschnitt durch die hintere Körperhälfte von Arenicola zur Darstellung des Verhaltens der Gefässe. *D* Rücken-, *V* Bauchseite. *n* Bauchmark. *i* Darmhöhle. *br* Kiemen. *v* Bauchgefässstamm. *a*, *b* Kiemengefässe. *d* Rückengefässstamm. *h* Den Darmcanal umfassender Ast. *v'* Ventrales Darmgefäss.

Mit der Beschränkung der respiratorischen Anhänge auf eine kleinere Körperstrecke, wie solches z. B. bei den Tubicolen der Fall ist, verbindet sich eine grössere Ungleichheit in der Ausbildung einzelner Gefässabschnitte. So erweitert sich bei den Terebellen (Fig. 79) das Dorsalgefäss (*vd*) über dem muskulösen Munddarme in einen ansehnlichen Schlauch, der nach den Kiemen (*br*) sich in Aeste vertheilt, und somit als »Kiemen-

herz« fungirt. Aus den Kiemen kehren rückführende Gefässe zum Ventralgefäss. Die Function eines Centralorgans geht bei Manchen auf Queranastomosen über (Scoleïnen). Eine solche vom ventralen Darmgefäss zum Rückengefäss leitende Verbindung besteht auch bei den Terebellen und bildet functionell einen Theil des herzartigen Abschnittes des Rückengefässes. Dieser verbindet sich bei Arenicola mit zwei mächtiger erweiterten Quergefässen, die zum Bauchstamme treten.

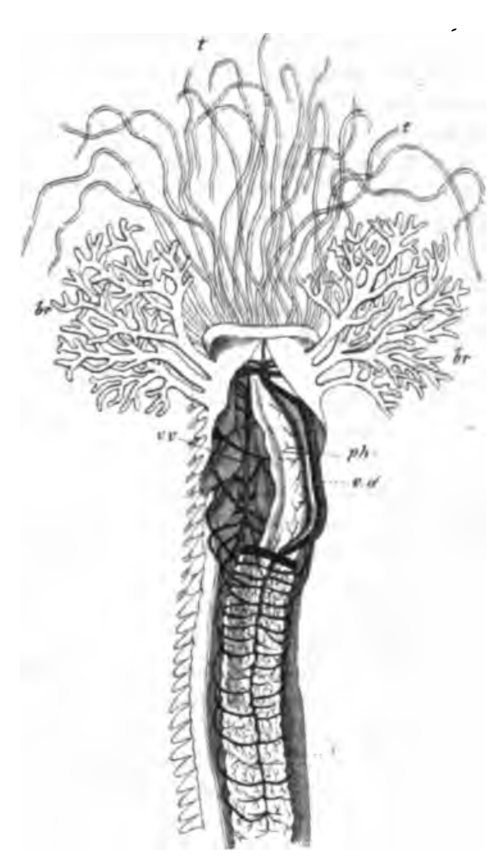


Fig. 79. Gefässsystem von Terebella nebulosa (das Thier ist vom Rücken her geöffnet). t Tentakel (nur zum Theil dargestellt). br Drei Kiemenpaare. ph Muskulöser Abschnitt des Munddarms (Pharynx). v Darm. vd Rückengefäss. vv Bauchgefäss. (Nach Milne-Edwards.)

Die bei einer spärlicheren Vertheilung von Blutgefässen constantere Anordnung löst sich in jenen Abtheilungen auf, die reiche Gefässverzweigungen am Darme und an der Körperwand besitzen. Wie in den Kiemen eine Auflösung der parietalen Queranastomosen besteht, so tritt diese auch an den Längsstämmen ein, welche dann streckenweise durch ein Gefässnetz dargestellt sind, aus dem neue Bahnen sich hervorbilden. Die einen Collateralkreislauf bildenden Erscheinungen müssen der Beurtheilung auch dieser Verhältnisse zu Grunde gelegt werden. So ist bei Polyophthalmus der dorsale Medianstamm längs des Mitteldarms aufgelöst. Zwei dorsale und zwei ventrale Stämme gehen aus den vorne wie hinten einfachen Mediangefässen bei den Hermellen hervor, und bei Eunice ist das ventrale, bei Nephthys das dorsale Gefäss paarig vorhanden.

Bei einigen scheint der Gefässapparat rückgebildet (Glycera, Capitella).

Eine Verbindung des bei den Anneliden bestehenden Typus des Gefässsystems mit jenem der Nemertinen kann man bei Balanoglossus erkennen. Sie beruht in dem Vorhandensein medianer und lateraler Längsstämme, deren viscerale Aeste jedoch theilweise die Kiemengefässe

vorstellen, und damit eine von den übrigen Würmern sehr abweichende Bildung eingehen.

§ 140.

Das Gefässsystem der Gephyreen bietet nicht blos in seinen Beziehungen zum Circulationsapparate anderer Würmer, sondern selbst für die Vergleichung der einzelnen Befunde unter einander nicht leicht verständliche Verhältnisse, zumal auch in der Kenntniss der anatomischen Thatsachen noch manche bedeutende Lücke besteht. Vor Allem betrifft das den Zusammenhang der Räume des Gefässsystems mit der Leibeshöhle, der nur durch die Beschaffenheit der perienterischen Flüssigkeit wahrscheinlich gemacht wird.

Die wesentliche Anordnung des Gefässverlaufes findet sich in zwei Längsstämmen ausgedrückt, welche den bei den Anneliden vorgeführten Hauptstämmen entsprechen. Der ventrale verläuft längs der Leibeswand, indess der dorsale sich an den Darmcanal hält, und ihn auf seinen Windungen und Schlingen begleitet. Die Richtung des Blutstroms ist dieselbe wie im Rücken- und Bauchgefäss der Anneliden.

Am einfachsten ergeben sich beide Gefässe in Jugendzuständen der Sipunculiden. Beide scheinen um den Mund mit einander in Verbindung zu stehen und communiciren dort mit den Hohlräumen der Tentakel. Am hinteren Körperende hängt mit dem Rückengefässe eine Anzahl lebhaft sich contrahirender Blinddärme zusammen. Diese treten bei Sternaspis in einer anderen Bedeutung auf; indem sie auf zwei Gruppen vertheilt büschelförmig nach aussen vortreten, stellen sie Kiemen vor. Bei den Sipunculiden sind ähnliche, aber innere Anhänge längs des ganzen Rückengefässes vertheilt. Das Rückengefäss zeigt sich in seinem Verlaufe gewunden bei Sternaspis, Bonellia und Echiurus. Wo die Tentakel fehlen, geht es durch eine zuweilen in feinere Gefässe aufgelöste, den Mund umfassende Gefässschlinge ins Bauchgefäss über. Durch die mächtige, aus der langausgezogenen Oberlippe entstandene Rüsselbildung der Bonellien wird der vordere Abschnitt des Gefässapparates sehr in die Länge gestreckt. Das Rückengefäss setzt sich hier bis zum Ende des Rüssels fort und theilt sich in zwei, die Rüsselrinne umfassende Zweige, die unterhalb der Mundöffnung im Körper wieder zusammentreten. Bei Echiurus fehlt mit dem Rüssel auch diese Bildung. Das aus der Vereinigung der beiden Gefässschlingen sich bildende Bauchgefäss verläuft bei Echiurus und Sternaspis unter Abgabe vieler seitlichen Aeste nach hinten. Bei Bonellia theilt es sich kurz nach seiner Bildung hinter dem Munde, wird aber dann wieder einfach. Sowohl bei Echiurus als bei Bonellia entsendet es viscerale Gefässe, die, mehrfach bei Echiurus vorhanden, im Mesenterium ihren Verlauf nehmen. Das vorderste dieser Gefässe bildet bei Echiurus am Darme eine ansehnliche Erweiterung, von der ein ventrales Darmgefäss abgeht, und zwei den Darm umgreifende Anastomosen zum Rückengefäss. In diesem Verhalten ist eine Verbindung zwischen

Rücken- und Bauchgefäss ersichtlich wie solche bei den Anneliden in vielfacher Wiederholung sich trifft. Hier ist diese Einrichtung auf eine Stelle beschränkt, oder doch da vorwiegend ausgebildet. Das von dem Annelidentypus Abweichende wird durch die Entfernung des Darmrohrs von der ventralen Medianlinie bedingt, in Folge dessen die Anastomose nicht sogleich paarig, sondern als einfaches Gefäss vom Ventralstamme hervorgeht. Bei Bonellia sind weitere Umbildungen bemerkbar. Die Queranastomose zu dem längs des Darmes verlaufenden Rückengefässe entwickelt sich jederseits am Darme zu einem ansehnlichen Schlauche, aus dem nach vorne zu das Rückengefäss zu entspringen scheint, da sein hinterer Abschnitt entweder fehlt, oder gegen den erweiterten vorderen bedeutend zurücktritt. Auch in diesem Verhalten sind entfernte Beziehungen zu Anneliden ausgedrückt. Der wichtigste Unterschied besteht also in der Beschränkung der den Darm umgreifenden Queranastomosen auf eine einzige, die zudem in eigenthümlicher Weise umgewandelt ist. Darin äussert sich also wieder ein der rudimentären Metamerie entsprechendes Verhalten. Als Organ der Blutbewegung dienen beschränktere oder ausgedehntere Gefässstrecken, die in den einzelnen Gattungen sehr verschieden sind.

§ 141.

Den Inhalt der Leibeshöhle wie des Gefässsystems bildet die ernährende Flüssigkeit, deren Formbestandtheile meist wenig differenzirte Zellen sind. Bei bestehender Sonderung des Gefässsystems von der Leibeshöhle wird das Contentum des ersteren als Blut bezeichnet. Farblos sind dessen Formelemente bei vielen Anneliden. Bei manchen Nemertinen erscheint eine rothe Färbung der Blutzellen (Borlasia), auch bei vielen Anneliden ist die Blutflüssigkeit gefärbt, seltener grün, häufiger roth, wobei in mehrfachen Fällen die Formelemente als Träger des Farbstoffes sich ergeben. Doch besteht auch bestimmt eine Färbung des Plasma wie z. B. bei Lumbricinen. Die Sonderung des Gefässsystems lässt den Inhalt der Leibeshöhle meist auf einem indifferenten Zustande, so dass dann ausser dem Blute noch eine stets ungefärbte perienterische Flüssigkeit (auch als Chylus bezeichnet) vorkommt. Bei rückgebildetem Gefässsysteme erscheint das die Leibeshöhle füllende Fluidum nicht selten in Uebereinstimmung mit dem Blute Anderer in rother Färbung (Glycereen).

Excretionsorgane.

§ 142.

Eine grössere Anzahl hier zusammengefasster Organe ist in functioneller Beziehung noch völlig unaufgeklärt, bei einem andern Theile dagegen ist sicher, dass ihr Secret dem der Nieren höherer Thiere im Wesentlichen ähnlich ist. Allen aber kommt eine Summe gemeinsamer

Verhältnisse zum Organismus zu, die selbst da noch von Gewicht sind, wo die Verbindungen dieser Organe sich so different verhalten, dass der Nachweis einer vollkommenen Homologie nicht mit Sicherheit geführt werden kann.

In seinen entwickelteren Formen tritt uns der Excretionsapparat als ein System einfacher oder verzweigter Canäle entgegen, welches an der Oberfläche des Körpers nach aussen mündet und bei deutlich gesonderter Leibeshöhle mit inneren Mündungen versehen ist, während im gegentheiligen Falle die Enden der Röhren oder die feinsten Verzweigungen der Canäle geschlossen sind. Bei ungegliedertem Körper ist der Apparat zu einem Paare vorhanden; mit der Metamerenbildung tritt er dieser entsprechend auf. Ein paar vom Integumente her gesonderter, und damit aus dem Ectoderm stammender Blindschläuche stellt den indifferenten Zustand der Excretionsorgane vor. Solche hinter dem Kopfe ausmündende Gebilde sind bei den Nemertinen bekannt, bedürfen jedoch bezüglich eines etwa von ihnen fortgesetzten Canalsystems näherer Untersuchung. Genauer sind die Verhältnisse der hier als Wassergefässsystem gedeuteten Canäle bei den meisten Plattwürmern ermittelt. Bei den Landplanarien sind sie vermisst worden. Bei den Trematoden und vielen Turbellarien verzweigen sich zwei auf die Seiten vertheilte Excretionscanäle im Körper, indem von den Hauptstämmen feine, das Körperparenchym durchsetzende Aeste ausgehen. (Fig. 80. *A*. *B*.) An der Wand der feinen Canäle

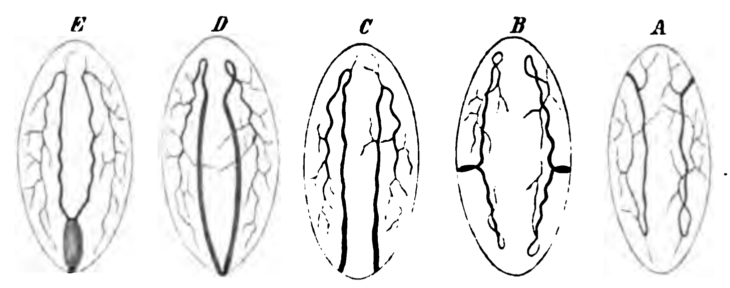


Fig. 80. Schematische Darstellung der Excretionsorgane bei Plattwürmern, nach ihren verschiedenen von einander ableitbaren Formen.

finden sich vereinzelt lange Cilien. Die meist etwas erweiterten Hauptstämme münden bei manchen noch am Vordertheile des Körpers aus (Fig. 80. *A*) (Tristoma papillosum). Am häufigsten trifft man die Mündung (Porus excretorius) gegen das hintere Körperende verlegt (*B*), wobei beide Gefässstämme einander genähert, und zu einer gemeinsamen Oeffnung vereinigt sind. Daraus bildet sich eine für beide Canäle gemeinsame Endstrecke aus, die, meist erweitert, als contractile Blase sich darstellt (*E*). Solche Blasen können auch an den getrennt ausmündenden Stämmen entstehen. Sie bilden einen dritten Abschnitt des Apparates.

Bei den Cestoden ist das, wie es scheint, bei den anderen Plattwürmern erst erworbene Verhältniss der Verschmelzung der Excretionscanäle zu einem einzigen am Ende des Skolexkörpers gelegenen Porus excretorius typisch geworden. Eine contractile-Blase bildet meist den Sammelpunkt. Die Hauptstämme bestehen in der Regel in grösserer Zahl, nämlich zu vier, sechs oder acht, die vorn im Kopfe entweder schlingenförmig in einander übergehen oder auch nur umbiegen, um wieder nach hinten tretend sich zu verästeln, wobei im specielleren Befunde ähnliche Verhältnisse wie bei den andern Plattwürmern sich ergeben. Mit dem Eintritte der Metamerenbildung an der Skolexform wird der terminale Abschnitt dieses Canalsystems der ältesten Proglottide zugetheilt, die folgenden Proglottiden erhalten dann Theilstücke der Canäle. Am Ende der Metameren stehen die Längscanäle bei manchen durch einen Ringcanal in Verbindung. Beim Ablösen der Proglottiden soll sich jedesmal ein neuer Porus excretorius bilden, woran der Ringcanal betheiligt ist.

Der aus den feinsten Canälen bestehende Abschnitt dieser Organe enthält nur wasserklare Flüssigkeit. Bei Bandwürmern dagegen finden sich an erweiterten Stellen Kalkconcremente vor, die als Excretionsproducte zu deuten sind. Solche Concremente sammeln sich bei Trematoden in den Hauptstämmen, treten durch Contractionen derselben in die Endblase über und werden von dieser durch den Porus excretorius entleert.

Nicht selten lässt sich an den feinsten Ramificationen der Canäle sowohl bei Cestoden als Trematoden (Distoma dimorphum), eine Anastomosenbildung wahrnehmen, die auf die grösseren Stämme übergehen kann, und dieselben entweder einfach verbindet (zu einem Ringe bei Distoma rhachiaeum, mit regelmässig sich folgenden Quercanälen bei manchen Cestoden) oder zu einem reichen Maschennetze sich umwandelt, in welchem auch die Hauptstämme aufgegangen sind.

Unter einfacheren Verhältnissen erscheinen bei den Nemathelminthen die Excretionsorgane, welche wieder von einem Blindschlauche ableitbar sind. Es sind in die Seitenfelder eingebettete, längs des Körpers verlaufende Schläuche oder Canäle. (Fig. 61. *A. r.*) In der Gegend des Munddarms biegen die beiderseitigen Canäle gegen einander und vereinigen sich in einen kürzeren oder längeren gemeinsamen Abschnitt, der mit einem in der Bauchlinie gelegenen Porus ausmündet. Zuweilen ist der Verlauf dieser Canäle geschlängelt, und auch in Beziehung auf die Verbindungsweise vor der Ausmündung finden sich mannichfache Variationen. Bei den Gordiaceen scheint dieser Apparat rudimentär zu sein, bei Mermis nämlich wird er nur durch eine Reihe von Zellen repräsentirt, und Gordius besitzt mit dem Mangel der Seitenfelder gar kein bestimmt hieher bezügliches Organ.

Ob die bei den Acanthocephalen im vorderen Körperabschnitte

vorkommenden, als »Lemnisci« bezeichneten Organe einem Excretionsapparate zugehören, ist zweifelhaft. Sie bilden zwei längliche Lamellen ohne Lumen, Fortsätze der Leibeswand und wie diese mit Canalverzweigungen ausgestattet, zwischen denen dunkle Körnermassen sich vorfinden.

§ 143.

Mit dem Entstehen einer Leibeshöhle ist das Verhalten der Excretionsorgane derart geändert, dass die Canäle mit ersterer durch innere, mit einem Wimperbesatz versehene Mündungen communiciren. Dieser neue Zustand muss umsomehr als eine blosse Modification des terminal geschlossenen Canalsystems gelten, als er bereits bei Plattwürmern vermittelt wird. Bei Larven von Trematoden sind innere Mündungen beobachtet. Sie charakterisiren ebenso das excretorische Canalsystem der Räderthiere, welches nach derselben Weise wie das der Trematoden angelegt ist. Das in der Leibeshöhle lagernde, oder von der Körperwand her in sie einragende Canalsystem setzt sich aus zwei Stämmen zusammen (Fig. 81. *c*), die bei manchen durch seitliche Zweige in die Leibeshöhle ausmünden (Arten von Notommata). Die beiden sich vielfach schlängelnden Hauptcanäle vereinigen sich entweder an der Cloake und öffnen sich durch diese nach aussen, oder sie gehen vorher in eine contractile Blase (*v*) über, die als eine Sonderung des gemeinsamen Endabschnittes der beiden Canäle zu gelten hat. Die inneren Mündungen, wie auch das Lumen der beiden Hauptstämme sind von Stelle zu Stelle mit Geisselhaaren besetzt, die eine zitternde Bewegung äussern. Die Wände selbst geben eine drüsige Beschaffenheit zu erkennen, die entweder über die gesammte Länge eines Canals sich ausdehnt oder auf bestimmte Abschnitte beschränkt erscheint. In diesem letzteren Verhältnisse möchte eine nicht unbeträchtliche Weiterentwickelung des bei den Plattwürmern einfacheren Verhaltens zu erkennen sein, welche zugleich eine nähere Verwandtschaft mit den Ringelwürmern darbietet.



Fig. 81. Organisation eines **Brachionus**. *a* Wimpernde Kopfscheibe. *b* Sipho. *m* Kauorgane. *e* Drüsenbeleg am Magen. *o* Ovarium. *u* Uterus, ein Ei bergend. *o'* Eier, an der Basis des Schwanzes befestigt. *c* Excretionscanäle. *v* Contractile Endblase.

Auch Echinoderes besitzt zwei gewundene Excretionsschläuche, die aber getrennt im Vorderkörper auszumünden scheinen.

§ 144.

Bei den Gephyreen müssen zwei differente Organe als excretorische unterschieden werden.

Das eine dieser Organe schliesst die Gephyreen an niedere Zustände an, indem ihr Verhalten mit der nicht ausgebildeten oder nur äusserlich entwickelten Metamerenbildung zusammenhängt. Diese Organe werden durch Schläuche gebildet, welche in das Ende des Darmes münden (Fig. 72 *g*), und wenigstens da wo sie am genauesten gekannt sind (Bonellia), mit zahlreichen in die Leibeshöhle geöffneten Wimpertrichtern ausgestattet sind (Fig. 82 *a*). In anderen Fällen scheinen die Ramificationen mit inneren Mündungen zu fehlen (Echiurus) und wieder bei anderen ist eine völlige Rückbildung eingetreten. Da auch bei Echinodermen ähnliche Einrichtungen vorkommen, so erscheint diese bei den Gephyreen vorhandene Form der Excretionsorgane einem grössern Kreise gemeinsam, von Einer Stammform ableitbar, von wo aus sie auf die Echinodermen ebenso wie auf die Gephyreen sich vererbt hat. Eine Verschiedenheit der Function dieser Organe darf aus dem Baue abgeleitet werden. Die excretorische Verrichtung scheint nur bei Bonellia sicherer, indem hier die Wandungen der Verästelungen eine drüsige Beschaffenheit besitzen.

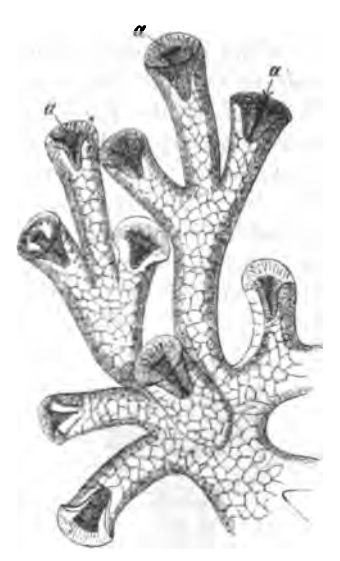


Fig. 82. Stück eines Zweiges vom Excretionsorgane von Bonellia viridis. *a* Wimpernde Mündungen. (Nach LACAZE DUTHIERS.)

Die andere Form besteht aus paarigen, an der Bauchfläche ausmündenden Schläuchen, die von der paarigen bei Anneliden bestehenden Form derselben Organe ableitbar sind. Sie finden sich entweder nur zu einem Paare (Sipunculus) oder zu wenigen Paaren (Thalassema, Sternaspis, Echiurus) vor, und drücken damit eine gering entfaltete Metamerie aus. Innere Mündungen in die Leibeshöhle liegen dann nahe an der Insertion der Schläuche in die Leibeswand, und stehen bei mehreren im Dienste der Geschlechtsfunction, indem sie die Ausführwege der Geschlechtsproducte darstellen. Der grösste Theil des Schlauches, nämlich das hinter der inneren Oeffnung befindliche blinde Endstück, scheint bei den Sipunculiden die excretorische Function zu behalten, und ist in der Regel durch bräunliche Färbung ausgezeichnet. Bei anderen dient der ganze Schlauch zur Ausleitung der Geschlechtsproducte. Während bei den meisten ein gleichartiges functionelles Verhalten dieser Organe besteht,

findet sich in vereinzelten Fällen eine Arbeitstheilung ausgebildet (Sternapsis), indem das hintere Schlauchpaar zur geschlechtlichen, das vordere zur excretorischen Function in Beziehung steht und dadurch die sonst nur in den einzelnen Gattungen auftretende Mannichfaltigkeit der Leistungen schon im Individuum zum Ausdrucke kommen lässt.

§ 145.

Unter den Ringelwürmern treten hinsichtlich des Baues der excretorischen Organe wenig neue Einrichtungen auf. Die Organe entsprechen der Metamerie des Körpers, indem sie fast in allen Segmenten des letzteren regelmässig auf beide Seiten vertheilt sind. Man hat sie daher, wenig zweckmässig, als Segmentalorgane benannt, ein Name, der ebenso auf viele andere Organe passt. Jedes besteht aus einem zusammengeknäuelten oder schleifenartig aufgereihten Canale (Schleifencanal), welcher eine innere, oft eigenthümlich gestaltete und stets bewimperte Mündung besitzt, und am andern Ende auf der Oberfläche des Körpers sich öffnet. Dieser Canal ist zuweilen in seiner ganzen Ausdehnung gleichartig, oder bietet nur geringe Differenzirungen dar, häufig lässt er mehrfache Abschnitte unterscheiden, welche im Allgemeinen den schon bei Plattwürmern und Räderthieren hervorgehobenen entsprechen. Der innerste, die Mündung in die Leibeshöhle tragende Abschnitt ist in der Regel der mächtigste und durch ein trichterförmiges, auch rosettenartig gestaltetes Mundstück ausgezeichnet (s. Fig. 83). Am darauffolgenden Abschnitte ist ein drüsiger Bau der Wandung zu erkennen. Der letzte, zuweilen erweiterte Abschnitt besitzt häufig einen Muskelbeleg; seine Ausmündung findet sich fast immer an der Seite der Ventralfläche. Die Verrichtung dieser Organe ist ebenso wenig wie bei den übrigen Würmern eine rein excretorische, wir finden sie nicht selten mit mannichfachen andern Functionen betraut.



Fig. 83. Innere Mündung eines Schleifencanals von Branchiobdella.

Diese Organe besitzen bei Hirudineen ihre Vorläufer im Embryonalstadium, wo, unabhängig von den später entstehenden, drei Paare von Schleifencanälen an der hinteren Hälfte der Bauchfläche vorkommen. Sie sind von ähnlichem, aber einfacherem Bau wie die bleibenden, und gehen nach Entwickelung der letzteren zu Grunde. Diese höchst wichtige Thatsache weist darauf hin, dass die Schleifencanäle der Ringelwürmer nicht ohne weiteres als die Homologa der Excretionsorgane niederer Würmer angesehen werden dürfen, und zugleich entsteht die Frage, ob die Schleifencanäle jener Ringelwürmer, welche keine derartigen primordialen Bil-

dungen aufweisen, den definitiven Schleifencanälen der Hirudineen, oder nur den primordialen vergleichbar seien.

Im specielleren Verhalten ergibt sich schon bei den Hirudineen eine beträchtliche Mannichfaltigkeit, indem die Schleifencanäle bei einer Abtheilung der innern Mündung entbehren. Statt derselben beginnen sie mit einem geschlossenen Abschnitt, der in Form einer Schleife gestaltet, aus zahlreichen labyrinthartig unter einander verbundenen Canälen besteht (Hirudo). Aus diesen Schleifenorganen löst sich ein isolirter Canal ab, der mit einer blasenförmigen Erweiterung an der Oberfläche des Körpers ausmündet (s. oben Fig. 61 *B*). Bei anderen (Clepsine, Nephelis) ist der labyrinthförmige Abschnitt gleichfalls vorhanden, aber es besteht dabei eine innere, in die seitlichen Blutsinus des Körpers einragende Mündung.

Bei den Scoleinen ist die Abtheilung der Limicolen durch zweierlei Zustände der Schleifencanäle bemerkenswerth. In dem einen besteht ein vielfach geschlängelter, meistentheils in einer gemeinschaftlichen Zellmasse verlaufender Canal, der ziemlich gleichartige Caliberverhältnisse bietet. Mit dem die innere Mündung tragenden Ende durchbrechen die Canäle immer das je vor ihnen liegende Dissepiment; je ein Schleifencanalpaar hat daher Beziehungen zu zwei Leibessegmenten. In einem liegt der nach aussen führende Abschnitt, im anderen die innere Mündung. Diese über den grössten Theil der Segmente in gleichem Verhalten verbreitete Form fehlt an den vom Geschlechtsapparat eingenommenen Strecken. An der Stelle der einfachen Schleifencanäle findet man complicirtere und in viel grösserem Maassstabe entfaltete Gebilde, welche in ihrem Baue das Verhalten der ersteren wiederholen, aber als Ausführungsorgane des Sperma thätig sind: Schleifencanäle sind zu Samenleitern umgebildet. Darin schliesst sich auch Branchiobdella hier an.

Bei den Lumbricinen fehlen diese functionellen Umwandlungen. Dagegen hat sich der Apparat durch deutliche Ausprägung der einzelnen Abschnitte, wie durch die Anordnung seiner Schlingen bedeutend complicirt. Jeder Canal stellt mehrere neben einander auf- und absteigende, innig unter einander verbundene Schleifen dar, welche von einem dichten Blutgefässnetze umsponnen werden. Verschiedene Abschnitte tragen ebenso verschiedene Bedeutungen. Zu innerst finden wir den der trichterförmig erweiterten Mündung (Fig. 84 *a*) folgenden Abschnitt (*b b b*) mit glashellen Wandungen versehen und an einzelnen Strecken mit Cilien ausgekleidet. Nach mehrfacher Schleifenbildung geht dieser Theil durch eine Veränderung seiner Wandungen in einen andern Abschnitt (*c*) über, dessen Lumen erweitert (*d*) und von feinkörnigen Inhalt führenden Zellen umwandet ist. Auch dieser Theil verläuft schlingenartig (*d'*) und setzt sich in einen weiteren, mit muskulösen Wandungen versehenen fort (*e*), welcher nach einfacher Umbiegung an die Körperwand tritt (*e'*) und hier seine Ausmündung findet.

Einfachere Formen der Schleifencanäle walten bei den Chätopoden

vor. Die einzelnen Canäle bilden bald knäuelförmige Körper, bald bieten sie weniger Windungen dar. Die bei vielen nachgewiesene trichterförmige Binnenmündung verhält sich bei einigen (Alciopa) zu den Septis der Leibeshöhle ganz ähnlich wie bei den Scoleinen. Auch die Beziehung zum Geschlechtsapparate ist bei vielen in ähnlicher Weise erkennbar.

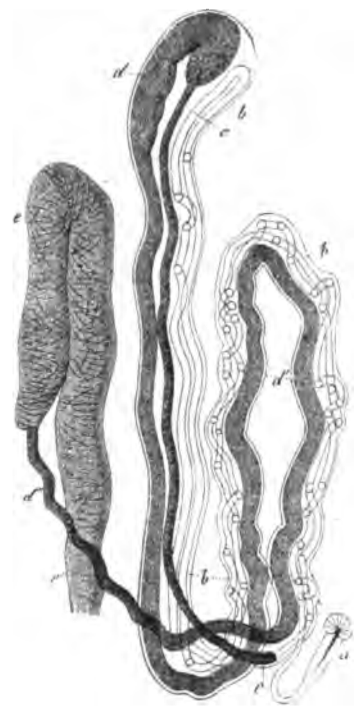


Fig. 34. Ein Schleifencanal von Lumbricus, mässig vergrössert. *a* Innere Mündung. *b, b, b* Heller, in zwei Doppelschleifen aufgereihter Canalabschnitt. *c, c* Engerer Abschnitt mit Drüsenwänden. *d* Erweiterter Theil, der in *d'* wieder enger wird und bei *d''* in den muskulösen Abschnitt *e* sich fortsetzt. *e'* Aeussere Mündung.

Ausser den mehr secundären Beziehungen, welche die Schleifencanäle der Ringelwürmer bald nur an bestimmten Localitäten, bald in grösserer Ausdehnung zum Geschlechtsapparate besitzen, wird ihre Beziehung zur Excretion, sowie zur Ein- oder Ausfuhr von Wasser in Betracht kommen müssen. Zur Excretion stehen die Organe in einem engen Verhältnisse durch den drüsigen Beleg ihrer Wandungen oder auch durch direct in sie einmündende Drüsen. Dadurch kommen sie den Hauptstämmen der Excretionsorgane bei den Trematoden gleich. Eine Beziehung der perienterischen Flüssigkeit zum umgebenden Medium, entweder durch Ausleitung der ersteren oder Einlass des letzteren, wird durch die innere Mündung der Schleifencanäle hergestellt. Aus der in den Canälen oder an den inneren Mündungen in beinahe allen Fällen nach aussen gehenden Richtung der Wimperbewegung wird wahrscheinlich, dass auch Stoffe nach dieser Richtung bewegt werden. Doch bedarf es zur Sicherstellung einer solchen Annahme noch eingehender Untersuchung.

Geschlechtsorgane.

§ 146.

In der geschlechtlichen Differenzirung der Würmer begegnen uns zahlreichere Stufenfolgen als bei einer andern Abtheilung. Die niedersten Zustände bieten wieder hermaphroditische Einrichtungen, die aber nicht selten mit grossen Complicationen sich verbinden, wodurch sie weit über die viel einfacher sich verhaltenden Einrichtungen der getrenntgeschlechtlichen Würmer sich erheben.

Am einfachsten verhalten sich die Bryozoën, deren Geschlechtsproducte sich entweder an der Innenfläche der Körperwandung aus einfachen Zellenhaufen entwickeln, welche entweder Samenelemente oder Eier aus sich hervorgehen lassen; oder sie entstehen an einem vom Darmcanale zur Innenwand des Körpers verlaufenden Strange (Funiculus). (Fig. 71 x.) Die reifen Zeugungsstoffe gerathen in die Leibeshöhle und werden von hier aus durch die erwähnte Communicationsöffnung in das umgebende Wasser entleert. Beiderlei Geschlechter sind meist in einem Individuum vereinigt, und nur die Keimstätten sind von einander getrennt.

Bei allen phylactolämen Süsswasser-Bryozoën entwickeln sich in der Leibeswand an den Stellen, an welchen Eier entstehen, eigenthümliche aus einem Zellenaggregate bestehende Körper (Statoblasten), die, wie die Eier, sich ablösen und freiwerdende Sprossen vorstellen. Mannichfache Differenzirungen lassen complicirte Schalengebilde an ihnen entstehen.

§ 147.

Der Hermaphroditismus erhält sich auch bei den Plattwürmern verbreitet (Turbellarien, Trematoden, Cestoden). Beiderlei Geschlechtsorgane sind in der Regel an einer gemeinsamen Ausmündung vereinigt, im übrigen getrennt von einander ins Körperparenchym gebettet. Am einfachsten verhalten sich die meist wenig voluminösen Keimdrüsen (Hoden und Ovarien). Ausführwege und damit verbundene Drüsenorgane, sowie an den ersteren vorhandene Ausbuchtungen oder taschenförmige Anhänge, die als Entwickelungsstätten der befruchteten Eier, oder als Aufbewahrungsorte des Samens fungiren, haben an der Complication der Apparate den bei weitem grössten Antheil.

Was den männlichen Apparat betrifft, so sind die an Zahl variabeln Hoden meist undeutlich abgegrenzte Bildungsstätten des Samens, der durch enge Samenleiter zu einem gemeinsamen Ausführwege gelangt, ein erweiterter Abschnitt des letzteren fungirt als Samenblase, und sein Ende erscheint in ein hervorstreckbares oder ausstülpbares Organ umgewandelt, welches als Penis dient.

Der weibliche Apparat hat seinen wichtigsten Bestandtheil im Eierstock. Mit dem Ausführgange des Eierstocks verbindet sich ein meist weit verzweigtes Organ, der **Dotterstock**, in dessen Drüsenläppchen eine Zellenproduction stattfindet. Die Zellen des Dotterstockes werden zum Aufbau des Embryo verwendet, indem je eine Quantität derselben mit einer Eizelle ein Ei formirt. Die Entstehung des Dotterstockes resultirt wahrscheinlich aus der Arbeitstheilung eines primitiv sehr ansehnlichen Eierstockes, von dem nur ein Theil als solcher sich forterhielt, während die Zellen des andern ihre Bedeutung als Eikeime verloren, indem sie von den Eizellen resp. deren Theilungsproducten umwachsen und so in den künftigen Embryonalleib aufgenommen werden. Die Ausführgänge des Ovars (Eileiter) und des Dotterstocks vereinigen sich zu einem ver-

schieden langen Canale, der je nach der Menge der sich entwickelnden Eier, bald von ausserordentlicher Länge ist, bald ganz kurz, einfach, oder mit Aussackungen besetzt. Diese Räume werden als Uterus bezeichnet, da in ihnen das Ei nicht blos von einer Schale umschlossen wird, sondern auch in der Regel seine erste Entwickelung zum Embryo antritt. Eine meist in Form einer gestielten Blase auftretende Ausbuchtung der weiblichen Ausführwege nimmt bei der Begattung das Sperma auf (Receptaculum seminis), eine zweite jedoch nicht allgemeiner verbreitete ist mit der ersteren zuweilen verbunden; sie dient wahrscheinlich zur Aufnahme des männlichen Begattungsorganes (Bursa copulatrix).

Die bedeutendste Complication dieser Apparate trifft die parasitisch lebenden Plattwürmer. Die Erhaltung der Art ist hier durch den Aufenthalt der einzelnen Entwickelungsstadien des Thieres innerhalb verschiedener Wirthe, sowie durch die damit verbundenen Wanderungen zahllosen Schwierigkeiten ausgesetzt, und verlangt eine Massenproduction der Eikeime, sowie eine Sicherung ihrer Befruchtung.

§ 148.

Im speciellen Verhalten dieser Geschlechtsapparate ergeben sich ausserordentlich mannichfaltige Formzustände. Der männliche Abschnitt besteht bei den rhabdocölen Turbellarien in der Regel aus zwei langgestreckten Hodenschläuchen, aus denen je ein Vas deferens hervorgeht (Fig. 85 *t*). Bei den Trematoden sind gleichfalls nur einige meist rundliche oder gelappte Testikel vorhanden, indess diese bei den dendrocölen Turbellarien, sowie bei mehreren rhabdocölen (Macrostoma) und Cestoden durch eine oft sehr beträchtliche Anzahl kleinerer im Leibesparenchym zerstreuter Follikel (Fig. 86 *t*) repräsentirt werden, die durch lange Ausführgänge sich vereinigen. Beiderseits können sie auch eine einzige Reihe bilden (Landplanarien). Die Ausführgänge bilden entweder ein gemeinsames Vas deferens, oder treten für sich verlaufend zu einem Endabschnitte, der in das Begattungsorgan sich fortsetzt. Der gemeinsame Ausführweg bildet die Samenblase, welche seltener durch Erweiterungen der einzelnen Vasa deferentia ersetzt wird. Das Begattungsorgan (Fig. 85 *p*, Fig. 87 *p'*) erscheint meist als ein ansehnliches, muskulöses Gebilde, an welchem die Samenblase häufig wie ein ihm zugehöriger Anhang

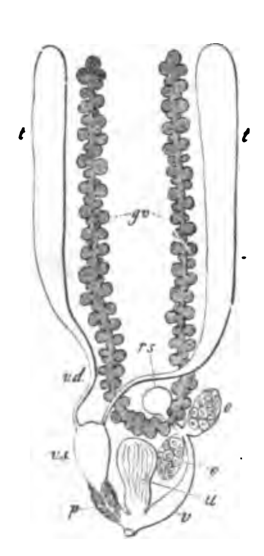


Fig. 85. Geschlechtsapparat von Vortex viridis. *t*, *t* Hoden. *vd* Vasa deferentia. *vs* Samenblase *p* Hervorstülpbares Begattungsorgan. *oo* Ovarien. *gv* Dotterstöcke. *rs* Receptaculum seminis. *v* Scheide. *u* Uterus. (Nach M. SCHULTZE.)

erscheint. Es liegt in einem besonderen zum Genitalporus führenden Raume (Penisscheide der Planarien, Cirrusbeutel der Cestoden (Fig. 86 *cl*) und Trematoden) und zeigt zuweilen eine Verbindung mit Drüsen (Planarien). Das Begattungsorgan ist in der Regel protractil, oder kann umgestülpt werden, wobei ein beim eingezogenen Organe innen sich findender Besatz von mancherlei Stacheln oder Haken an die Oberfläche zu liegen kommt. Eine solche Ausstattung des Penis kommt mit Ausnahme der Planarien den meisten Plattwürmern zu, und scheint einer innigeren Copula zu entsprechen.

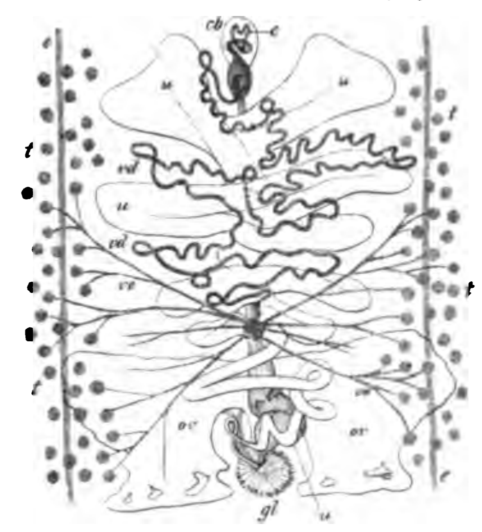


Fig. 86. Männlicher Apparat, mit theilweiser Angabe des weiblichen, von Bothryocephalus latus nach LANDOIS u. SOMMER. *t* Hodenfollikel (nur zum Theile angegeben). *ve* Ausführgänge derselben. *vd* Vas deferens. *c* Cirrus. *cl* Cirrusbeutel. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 87.

§ 149.

Grössere Verschiedenheiten bietet der weibliche Apparat. Die Ovarien (Keimstöcke) erscheinen in der Regel als 1—2 längliche, an Volum sehr unansehnliche Schläuche (Fig. 85. *o*, 87. *ov*), in denen die Bildung der Eikeime stattfindet. Wenn sie einfach vorhanden sind, setzt sich der Oviduct als ein bald kürzerer, bald längerer Canal, unter Aufnahme accessorischer Theile zur Geschlechtsöffnung fort. Mehrfache vereinigen sich zu einem gemeinsamen Oviduct (Fig. 85. *v*). Bei den meisten Rhabdocölen, wie auch bei Cestoden (Fig. 87. *od*) und Trematoden bleibt der Ausführgang bei doppelten Ovarien einfach. Am kürzesten ist er bei den Rhabdocölen, die wie die meisten Cestoden eine erweiterte Stelle als Receptaculum seminis erkennen lassen. Dieses Organ erscheint als einseitige Ausbuchtung des Oviductes, die allmählich einen selbständigen Charakter gewinnt. Deutlicher tritt dieser hervor, wo es als ein gestielter Anhang bald dem Grunde des Eileiters (Fig. 85. *rs*), bald dem Verlaufe desselben angefügt ist. Einen doppelten Eileiter besitzen die Planarien, bei welchen in der Regel nur ein ganz kurzer gemeinsamer Abschnitt, als Uterus oder als Scheide fungirend, vorkommt. Bei den Landplanarien, deren Ovarien im vordersten Körpertheile liegen,

besitzen die Oviducte eine bedeutende Länge. Sie können auch auf ihrem Verlaufe mit kurzen seitlichen Aesten besetzt sein, welche in Lückenräumen der Leibeshöhle sich öffnen (Bipalium). Dieses eigenthümliche Verhalten lässt die Frage entstehen ob diese wimpertragenden Ausführwege der Eier etwa nicht auf ein anderes Organsystem zurückzuführen seien, denn es besteht kein Grund zur Annahme, dass an jenen rückwärts gerichteten Seitenzweigen Ovarialschläuche einer Rückbildung verfallen seien. Ein solcher Vorgang widerspräche dem Bestehen offener Mündungen. Die letztern aber deuten auf ein Excretionsorgan, das theilweise in die Dienste der Geschlechtsfunction trat.

Wo mit dem Ovarium Dotterstöcke verbunden sind, werden dieselben durch zwei oder mehr baumförmig verästelte oder gelappte Organe vorgestellt (Fig. 73. *gv*), welche oft in weiter Ausdehnung im Leibesparenchym vertheilt sind (Fig. 87. *d*). Die Ausführgänge treten dann von verschiedenen Seiten her zusammen, und bilden einen mit dem Oviducte vereinigten gemeinsamen Abschnitt (*d'*).

Besondere Abschnitte des Oviductes fungiren als Uterus, mit welchem Namen morphologisch sehr verschiedene Theile bezeichnet werden. Im Allgemeinen lassen sich drei verschiedene Arten solcher vom Oviducte ausgehenden Uterusbildungen unterscheiden. Einmal ist der Eileiter selbst hiezu verwendet und erscheint dann nicht blos erweitert, sondern auch beträchtlich in die Länge gestreckt, so dass er sich als einen den Körper mehrfach durchziehenden, gewundenen Schlauch repräsentirt. Dieses Verhalten zeigt sich bei den Trematoden, ähnlich unter den Cestoden (Triaenophorus, Ligula, Bothryocephalus) (Fig. 87. *u*). Eine zweite Form wird durch seitliche Ausbuchtungen oder taschenartige Anhänge im Verlaufe des Eileiters dargestellt; sie findet sich bei wenigen Rhabdocölen, in complicirterer Weise bei den meisten Bandwürmern. Ein vom Eileiter in der Nähe der Einmündung der Dotterstöcke ausgehender Schlauch erstreckt sich bei den Tänien durch die Mittellinie einer geschlechtsreifen Proglottis.

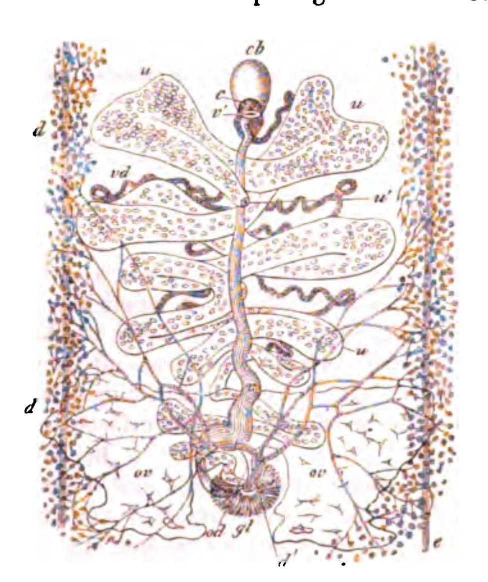


Fig. 87. Geschlechtsapparat von Bothryocephalus latus nach LANDOIS u. SOMMER. Weiblicher Theil des Apparates. *v* Scheidencanal. *v'* Mündung desselben. *u* Uterus (mit Eiern). *u'* Mündung desselben. *ov* Eierstock. *od* Oviduct. *gl* Schalendrüsen. *d* Dotterstöcke (nur theilweise angegeben). *d'* Dottergang. *e* Gefässstämme.

und bildet nach Maassgabe der in ihn gelangenden Eiermassen beiderseits reiche dendritische Verästelungen. Endlich wird eine dritte Art durch Anhänge vorgestellt, welche erst am Ende des Oviductes oder vielmehr an dem beiderlei Organen gemeinsamen Vorhof, dicht am Genitalporus, sich findet. Solches zeigen die meisten Turbellarien (Fig. 85. *u*) und zwar finden sich bei den Rhabdocölen in der Regel zwei solcher Uterustaschen, die sich ansehnlich ausdehnen, ja sogar wieder verzweigen können, wenn sie zur Aufnahme einer grössern Anzahl von Eiern dienen. Bei den Dendrocölen besteht entweder nur Ein solcher Uterus, der in den hier sehr ausgedehnten Vorhof mündet, oder er fehlt vollständig, und dann übernehmen die beiden Oviducte seine Function (Leptoplana). Die Grösse und Zahl der gleichzeitig reifenden und ihre Umhüllung erhaltenden Eier steht überall mit dem Zustande des als Uterus fungirenden Gebildes in engem Zusammenhange.

Ein letzter Abschnitt des Eileiters differenzirt sich gleichfalls häufig zu einem besonderen als »Scheide« bezeichneten Canale, und ist in einzelnen Fällen noch mit einem als »Bursa copulatrix« fungirenden Anhange versehen.

An der Vereinigungsstelle der Ausführgänge des Dotterstockes mit dem Oviducte zeigt sich bei Trematoden (Distoma, Polystomum, Amphistoma) und Cestoden (Bothryocephalus, Taenia) eine grosse Anzahl einzelliger Drüsen angebracht. Ihr Complex wird als Schalendrüse bezeichnet, deren Secret zur Bildung der Eihüllen verwendet wird (Fig. 87. *gl*). Zugleich besteht bei Bothryocephalen und vielen Trematoden von jener Stelle an ein besonderer, bei ersteren im Sinus genitalis, bei Distoma hepaticum auf der Dorsalfläche des Körpers ausmündender Canal, der mit Sperma gefüllt getroffen wird, demnach als Scheide fungirt (Fig. 87. *v*). Diese zweite Verbindung des weiblichen Apparates nach aussen gestattet eine Befruchtung, ohne dass die allmählich erfolgende Ausleitung und Absetzung der Eier eine Störung erfährt. In der somit doppelten Ausmündung des weiblichen Apparates dürfte sich wohl die Andeutung einer ursprünglichen Duplicität des ganzen Organsystems erkennen lassen.

Der Einfluss geänderter äusserer Lebensverhältnisse auf den Geschlechtsapparat bildet bei Polystomum (P. integerrimum) ein lehrreiches Beispiel von der Anpassungsfähigkeit bereits in voller Function stehender und somit als angebildet zu betrachtender Organe. Die Aenderung ist an einen Wechsel des Aufenthaltes geknüpft, und äussert sich in einer vermehrten Production der Zeugungsstoffe, mit der an dem Apparate zugleich neue Abschnitte entstehen.

§ 150.

Das Verhalten des hermaphroditischen Apparats bei der Begattung ist zum grossen Theile noch unbekannt. In vielen Fällen liegen die Einrichtungen für eine Selbstbegattung günstig.

Die Lage des Genitalporus ist in den einzelnen Abtheilungen der Plattwürmer verschieden. Am häufigsten münden die Geschlechtsorgane in der ventralen Medianlinie aus, bald weiter nach vorne, dicht hinter dem Mundsaugnapfe, wie bei vielen Trematoden (Distoma, Gyrodactylus u. a.), bald näher dem Hinterleibsende (Turbellarien) oder an diesem Ende selbst (Dist. macrostom.). Unter den Cestoden ist die ventrale Lagerung gleichfalls häufig (Ligula, Bothryocephalus); in der Mehrzahl der Fälle ist der als eine flache Ausbuchtung erscheinende Genitalporus an dem Seitenrande der Proglottiden anzutreffen, und zwar kann bald der eine, bald der andere Seitenrand dadurch ausgezeichnet sein. Für die Beurtheilung dieser übrigens auch bei einzelnen Trematoden (Tristoma) bestehenden Asymmetrie ist die Thatsache wichtig, dass bei einigen Cestoden (Taenia elliptica, T. cucumerina) jeder Proglottide zwei symmetrisch gelagerte Geschlechtsapparate zukommen. Dieses vereinzelte Verhalten kann als der Rest einer ursprünglich allgemeinen Einrichtung angesehen werden, so dass erst allmählich der Apparat der einen Seite über den der anderen die Uebermacht gewann und zu dem gegenwärtig verbreitetsten Verhältniss, nämlich der einseitigen Entwickelung des Genitalapparates, hinführte.

Während bei den rhabdocölen Turbellarien, mit wenigen Ausnahmen, nur ein einziger Genitalporus besteht, zu welchem männliche und weibliche Organe hinführen, wird bei den dendrocölen durch die Ausbildung eines Vorhofes eine Trennung der Ausmündung angebahnt. Bei den meisten Seeplanarien ist diese Trennung vollzogen, und es besteht eine doppelte Genitalöffnung, die männliche vor der weiblichen gelagert. Die meisten Trematoden tragen die Ausmündungen der Geschlechtsorgane gleichfalls getrennt, wenn auch dicht aneinander gelagert. Eine ähnliche Erscheinung kommt bei den Cestoden vor. Schon in jenen Fällen, wo Cirrusbeutel und Scheide in einen Genitalporus münden, ist der letztere nur eine flache, vom Integumente wallartig umzogene Grube. In anderen Fällen münden beide, wenn auch dicht neben einander, unmittelbar an der Oberfläche aus. Dazu kommt noch der Fall einer zweiten weiblichen Mündung mittels eines Scheidenganges, der oben erwähnt wurde. Endlich besteht noch eine fernere Trennung, indem nur der männliche Apparat an dem Seitenrande, der weibliche dagegen auf der Fläche der Proglottis ausmündet.

Die Ausbildung von beiderlei Apparaten in einem und demselben Individuum ist zuweilen ungleich, und besonders bei Rhabdocölen zeigt sich eine Scheidung der Geschlechter nach den Individuen darin ausgedrückt, dass die Ausbildung der beiden Organe sich unter verschiedenen Individuen ungleich gestaltet, und bei den einen der weibliche, bei den andern der männliche Apparat vorwiegend entwickelt, der andere Apparat dagegen stets rudimentär erscheint (Convoluta). Diese höchst wichtigen Fälle lassen verstehen, wie bei fortschreitender Verkümmerung des einen Organes aus hermaphroditischen Organismen ge-

trennt geschlechtliche (diöcische) hervorgehen. Der hier in statu nascenti beobachtete Vorgang ist bei anderen Turbellarien vollendet. Getrennt geschlechtlich sind die Microstomeen, auch einige Planarien und Trematoden. Eine Vereinfachung des Geschlechtsapparates trifft sich für die fast durchaus getrennt geschlechtlichen Nemertinen. Die mannichfachen Abschnitte der Ausführwege, sowie die accessorischen Organe fehlen hier. Hoden und Eierstöcke sind die einzigen bestimmt unterschiedenen Theile. Bei einigen (Prorhynchus) kommen diese Organe nur einfach in jedem Individuum vor (Fig. 67. *ov*), und erinnern dadurch an rhabdocöle Turbellarien. Andere dagegen besitzen sie in mehrfacher Zahl als beiderseits vom Darmcanal gelagerte Follikel, die unter sich in keinem unmittelbaren Zusammenhange stehend durch regelmässige paarweise Anordnung in der Länge des Körpers eine Metamerie andeuten.

§ 151.

Bei den Nematoden ist das Bestehen einer Zwitterbildung seltene Ausnahme. Trennung der Geschlechter ist die Regel. Beiderlei Organe bestehen aus röhrenförmigen, in die Leibeshöhle eingebetteten und auf der Oberfläche ausmündenden Schläuchen. Paarig sind die Organe ziemlich allgemein für den weiblichen Apparat. Seltener für den männlichen. Eine, wenn auch nur vereinzelt erkannte, doppelte Mündung spricht ebenfalls für Eine ursprüngliche Duplicität. Diese wird auch dann noch erkannt werden dürfen, wenn die beiden den Apparat darstellenden Schläuche in Anpassung an die gestreckte Leibesform vor einander gelagert sind. Das blinde Endstück der Geschlechtsröhren fungirt als Ovarium oder Hoden, der übrige Theil als Ausleiteapparat, in den einzelnen Abschnitten verschiedenen Verrichtungen angepasst und verschieden differenzirt.

Die männliche Geschlechtsröhre ist ein einfacher, an der ventralen Seite des Enddarms ausmündender Schlauch, der bei den grösseren Arten mehrfache Windungen bildet. Nur durch den Epithelialbeleg unterscheidet sich das als Hoden zu deutende, meist lange Endstück vom Ausführgang, an dem zuweilen eine erweiterte Stelle als Samenblase an den Ductus ejaculatorius sich anreiht. Zwei in dem Cloaken-Abschnitte des Enddarms entwickelte, dünne, zuweilen sehr lange Chitinstäbchen (Spicula) dienen als Begattungsorgane.



Fig. 88. Weibliche Geschlechtsorgane von Ascaris lumbricoides. *ov* Ovarien. *do* Eileiter. *u* Uterus. *v* Scheide.

Die weiblichen Geschlechtsröhren sind in der Regel doppelt vorhanden, entweder bis zur Ausmündung getrennt oder am letzten Abschnitte in ein gemeinsames Stück vereinigt. Je nach der Länge bilden die Röhren mehr oder weniger Windungen. Der Endabschnitt ist als Ovarium zu betrachten (Fig. 88. *ov*), aus welchem meist ein weiterer Abschnitt (Eileiter *d. o*) in einen als Uterus (*u*) bezeichneten Canal führt, welcher durch eine enge Scheide ausmündet. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt immer ventral, vor dem After, meist nahe an der Mitte der Körperlänge. Durch eine Vermehrung der weiblichen Geschlechtsröhren bis auf fünf, aber auch durch Rückbildung einer der beiden ursprünglich angelegten, entsteht in der Gestaltung des Apparates eine Mannichfaltigkeit, die, gleichwie bei den männlichen Organen, durch verschiedengradige Differenzirung der einzelnen Abschnitte gesteigert wird. In einzelnen Fällen fungirt der Endabschnitt des Ovars als Dotterstock (Leptodera).

Von den Gordiaceen schliesst sich wenigstens Mermis an die übrigen Rundwürmer hinsichtlich der Geschlechtsorgane an. Bei Gordius vereinigen sich in beiden Geschlechtern die Ausführgänge der paarigen Keimdrüsen mit dem Enddarm, wie dies bei Nematoden nur für den männlichen Apparat der Fall ist.

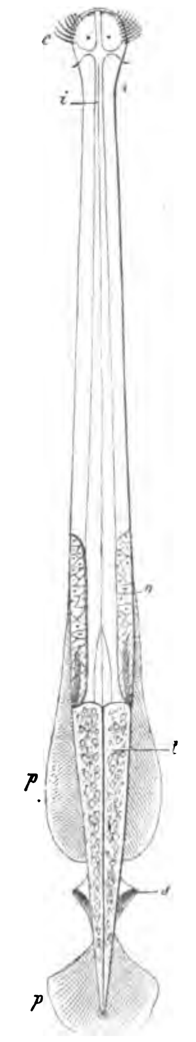


Fig. 89. Eine Sagitta mit dem Geschlechtsapparat. *o* Eierstöcke. *t* Hoden. *s* Samenblasen. *i* Darm. *p* Flossen.

Ziemlich abweichend verhalten sich die Chätognathen (Sagitta). Sowohl die bestehende Zwitterbildung und die Lagerung der Organe, macht eine Vergleichung mit anderen Abtheilungen vorläufig unmöglich. Männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen liegen seitlich am Hinterende, vorne die Ovarien und hinter diesen die Hoden, mit denen der Körper des Thieres abschliesst. Die letzteren öffnen sich in einen kurzen, vorwärts gerichteten, über die Leibesoberfläche etwas verlängerten Ausführgang, der häufig mit Samenmasse prall gefüllt erscheint, und so zugleich als Samenblase fungirt. Die Ovarien springen je nach dem Entwickelungszustande ihrer Contenta verschieden stark in die Leibeshöhle des Thieres vor. Sie verlaufen von vorn nach hinten, und öffnen sich mit einer gleichfalls vorstehenden kurzen Röhre nach aussen, mit welcher ein neben dem Ovarium gelagertes Receptaculum seminis vereinigt ist.

§ 152.

Eigenartig erscheint auch der Geschlechtsapparat der Acanthocephalen, deren geschlechtliche Trennung einen höher entwickelten Zustand ausdrückt. Ein die darmlose Leibeshöhle durchziehender Strang (Ligamentum suspensorium) trägt bei den Männchen samen-, bei den Weibchen eierbereitende Organe. Die Hoden erscheinen als zwei rundliche, über einander liegende Drüsen, von denen je ein vas deferens sich zum Hinterleibe begibt, um dort mit den Ausführgängen einer Anzahl schlauchförmiger Drüsen in das Begattungsorgan zusammen zu münden. Das letztere besteht aus einem saugnapfartigen Gebilde, in dessen Mitte ein konischer Fortsatz, der eigentliche Penis, liegt. Dieser Apparat kann vorgestreckt und zurückgezogen werden. Er umfasst bei der Begattung das ähnlich gestaltete Hinterleibsende des Weibchens, bei welchem sich die Eier in einem mit der strangförmigen Axe (Fig. 90. *s*) verlaufenden, bald ihr angelagerten, bald von ihr theilweise umschlossenen Ovarium entwickeln (*o*). Sie gerathen in die Leibeshöhle und werden durch die Mündung eines weit geöffneten glockenförmigen Organes (*g*) aufgenommen, welches vom Hinterleibsende aus nach innen vorspringt, und in den kurzen, durch eine enge Scheide ausmündenden Uterus führt.

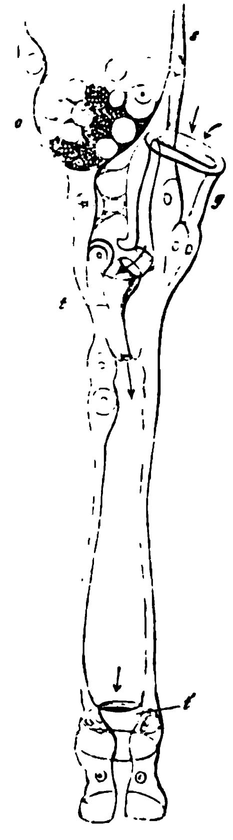


Fig. 90. Hinterer Abschnitt des weiblichen Geschlechtsapparats von Echinorhynchus. *o* Ovarium. *s* Ligmentum suspensorium. *g* Glockenförmiges Organ. *t* Trichter. *t'* Endabschnitt der Oviducte. Die Pfeile deuten den Weg der Eier an, um von der Leibeshöhle nach aussen zu gelangen. (Nach Greeff.)

§ 153.

Die Hirudineen bieten in der Anordnung ihres Geschlechtsapparates nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu den Plattwürmern, besonders zu Trematoden und dendrocölen Turbellarien. Dies beurkundet nicht blos ihr Hermaphroditismus, sondern auch die Duplicität der meist symmetrisch vertheilten Keimdrüsen, sowie die Ausmündung des gesammten Apparates in der ventralen Medianlinie. Die Lage der männlichen Geschlechtsöffnung vor der weiblichen wiederholt das bei den Seeplanarien bestehende Verhalten. Für die männlichen Organe (Fig. 91) besteht immer eine grössere Anzahl (5—12 Paare) von Keimdrüsen (*t*), die einer

Anzahl von Metameren entsprechend als rundliche Körper zu beiden Seiten aufgereiht sind. Von jedem führt ein Ausführgang zu einem lateral verlaufenden Vas deferens (*vd*), welches vor dem ersten Hodenpaare unter Erweiterung seines Lumens mehrfache Windungen bildet (*vs*). Aus diesem meist knäuelförmigen Abschnitte setzt sich ein mit dem der anderen Seite zusammenlaufendes Endstück gegen die Geschlechtsöffnung fort. Reichliche Drüsenschläuche (*g*) verbinden sich mit den vereinigten Ausführgängen, und stellen nicht selten, ähnlich wie bei Planarien, eine ansehnliche acinöse Masse dar (Clepsine). Als Begattungsorgane fungiren entweder die beiden Endstücke des Vas deferens, die sammt einem Theile der sie umgebenden Drüse in Gestalt einer Blase aus dem Körper hervortreten (Clepsine, Piscicola), oder es ist ein besonderes Begattungsorgan vorhanden, welches die Enden der Samenblase aufnimmt. In diesem Falle (Sanguisuga, Haemopis u. a.) entwickelt sich der aus der Vereinigung der beiden Samenleiter gebildete Abschnitt zu einem stark muskulösen Gebilde (*p*), dessen dünneres Ende einen kurzen Penis vorstellt. Wie bei Planarien und Trematoden liegt dieser in einer an der Genitalöffnung mündenden Penistasche geborgen, aus der er bei der Begattung hervorgestreckt wird.

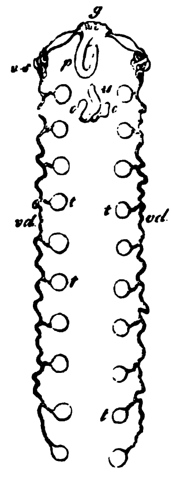


Fig. 91. Geschlechtsorgan eines Egels. *t* Hoden. *vd* Vas deferens commune. *vs* Gewundener Theil des Samenleiters, einer Samenblase analog. *p* Penis. *g* Drüsen. *o* Ovarien. *u* Scheide.

Auch der weibliche Apparat der Hirudineen zeigt vielfache Anschlüsse an das Verhalten mancher Plattwürmer (Seeplanarien). Die dort im Körper vertheilten Eierstöcke werden hier durch zwei bald rundliche, bald schlauchartige oder gelappte Organe (*o*) vorgestellt, die nahe der Mittellinie des Körpers, hinter dem männlichen Ausleiteorgane liegen. Sie münden bei einigen ohne complicirtes Verhalten mit kurzem Oviducte an der weiblichen Geschlechtsöffnung aus (Rüsselegel). Bei anderen ist eine Sonderung der Ausführwege eingetreten. Die engen Oviducte bilden einen längeren gemeinsamen Abschnitt (Hirudo). Der von einer Drüsenschichte in mehreren Windungen zusammengehaltene gemeinsame Eileiter erweitert sich dann in dem Endstück (*u*) der Ausführwege zu einer Scheide.

§ 154.

Bei den Scoleinen liegen die Organe in vorderen Metameren, meist die Strecke vom 8—15ten einnehmend. Zwei verschiedene Typen des Geschlechtsapparates sind auseinanderzuhalten. Der eine findet sich bei den Terricolen ausgeprägt, und hat seinen wesentlichsten Charakter in der Selbständigkeit der Ausführorgane. Den männlichen Theil des Apparates der Lumbricinen bilden zwei Hodenpaare, welche mit weiten Säcken

in Zusammenhang stehen, in denen die Elemente des Samens sich weiter entwickeln. Jedes Hodenpaar besitzt eine solche (Fig. 92 *s' s''*), quer über die Medianlinie sich hinwegziehende und wieder mit seitlichen Aussackungen versehene Samenblase. In jeder liegen zwei trichterförmig gestaltete, seitlich in den Samenleiter sich fortsetzende Organe. Die beiden Samenleiter jeder Seite vereinigen sich zu einem gemeinsamen nach hinten ziehenden Gange (*vd*), der jederseits gesondert an der Bauchfläche ausmündet. An demselben Metamer finden sich zwei vorstülpbare, aus Modificationen von Borstenfollikeln hervorgegangene Copulationsorgane. Vom weiblichen Theil des Geschlechtsapparates sind die Ovarien (*o*) die wenigst voluminösen Gebilde. Sie liegen hinter dem zweiten Hodenpaare, zu beiden Seiten des Bauchmarks. Hinter ihnen finden sich zwei mit weiten abdominalen Ostien beginnende an ein Dissepiment befestigte Eileiter (*od*), welche mit kurzem Canale an dem vor der Ausmündung der männlichen Apparate befindlichen Segmente nach aussen führen. Hiezu kommen noch mehrere Paare (meist zwei) in der Nähe der Hoden liegender Samentaschen (Receptacula seminis) (*rs*), grosse rundliche Organe, die ohne innere Beziehungen zum männlichen Apparat mit einem kurzen Gange ausmünden. — Das paarige Verhalten der Geschlechtsöffnungen, die Lagerung der weiblichen vor der männlichen, endlich die Verbindung der beiderseitigen Hoden unter einander, bilden eine unter den gegenwärtig lebenden Verwandten, soviel bis jetzt bekannt, nichts Aehnliches bietende Einrichtung.

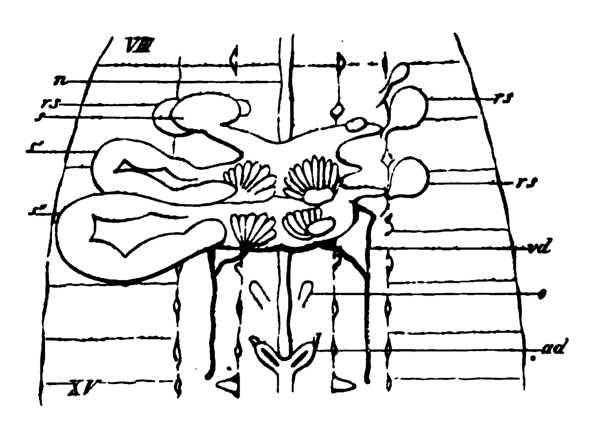


Fig. 92. Geschlechtsorgane des Regenwurmes. Der diese Organe enthaltende Körperabschnitt ist von oben her geöffnet und die Wände seitlich ausgebreitet dargestellt, das VIII—XV. Segment umfassend. *n* Bauchganglienkette *s s' s''* Ausbuchtungen der Hoden. *vd* Ausführgänge derselben. *o* Eierstock. *od* Eileiter. *rs* Receptaculum seminis. (Nach Hering.)

Schon bei den Limicolen bestehen andere Organisationen. Beiderlei auch hier in einem Individuum vereinigte Geschlechtsorgane entbehren der eigentlichen Ausführgänge. Man kann annehmen, dass der bei Lumbricinen vorhandene Apparat der Oviducte, der Samenleiter und der Samenblasen nicht entwickelt ist, so dass nur Ovarien, Hoden und Receptacula seminis fortbestehen. Einige der, wie es bis jetzt noch scheint, bei den Lumbricinen dem Geschlechtsapparate fremd bleibenden Schleifencanäle (vergl. S. 189) bilden die Ausführorgane der Zeugungsstoffe, und

geben dieser Function entsprechende Umwandlungen ein. Als Keimdrüsen fungiren Stellen der Dissepimente, an denen die Entwickelung der Zeugungsstoffe meist unpaarige sackartige Ausbuchtungen bildet, welche weit in den Raum der Leibeshöhle einragen, häufig auch durch mehrere Segmente sich hindurch erstrecken. In der Regel finden sich mehrere (bis zu 4) Hoden in verschiedenen Metameren. Von Eierstöcken ist meist nur ein Paar vorhanden. Da diese seitlich gelagerten Organe sich wie die Hoden, bei reichlicher Entwickelung ihrer Producte durch mehrere Metameren hindurchdrängen, scheinen sie die unpaaren Hoden zu umschliessen (Tubifex). Die Zeugungsstoffe gelangen nach ihrer Ablösung von den Keimstätten in die Leibeshöhle. Bei einigen (Enchytraeus) lösen sich Klumpen von Eikeimen ab, von welchen immer Einer sich zur Reife entfaltet.

Die Ausführwege des Samens bestehen aus den bereits erwähnten Schleifencanälen, deren in der Regel ein Paar hierauf bezügliche, grösstentheils im Volum sich äussernde Modificationen zeigt. Die trichterförmige innere Mündung liegt wie die der Schleifencanäle in dem nächst vorgehenden Segmente. Der aus ihr fortgesetzte, durch reichliche Wimperung ausgezeichnete Canal windet sich in vielen Touren zu dem nach aussen mündenden Endstücke, welchem ein ansehnliches, gelapptes Drüsenorgan eingefügt ist. Das Endstück bildet vor seiner Ausmündung eine Ampulle, in welche es eine Strecke weit einragt, und sich von hier aus umstülpend, zugleich ein Begattungsorgan bildet. Die Ausführwege der Eier sind entweder eigene, gleichfalls aus modificirten Schleifencanälen entstehende Oviducte, oder sie sind functionell mit den Samenleitern verbunden. In diesem Falle besteht das erweiterte Endstück der letzteren aus einer Doppelröhre: die innere ist die Fortsetzung des Samenleiters, die äussere, diese umgebende, fungirt als Oviduct. An diesen Typus schliesst sich auch Branchiobdella an.

§ 155.

Die Chätopoden stehen der letzterwähnten Abtheilung der Scoleinen hinsichtlich des Geschlechtsapparates sehr nahe. Bei wenigen jedoch erhält sich die Zwitterbildung, und geschlechtliche Trennung ist mit der freieren Lebensweise Regel geworden. Die Keimstoffe entstehen an den Wandungen der Leibeshöhle, worin sich die Gephyreen im Anschlusse finden lassen. In der Regel sind die als Keimstätten der Eier oder des Sperma erscheinenden Stellen einzig durch diese Producte ausgezeichnet (Fig. 93 *o*) und entbehren der besonderen Vorrichtungen, daher sie nur zur Zeit ihrer Function unterscheidbar sind. Sie halten bei den gleichen Gattungen oder Arten die gleiche Localität ein; so finden sie sich z. B. bei Eunice seitlich vom Bauchmarke. Eine Beschränkung auf eine geringe Anzahl von Segmenten, wie sie noch bei den Scoleinen bestand, kommt nur in einzelnen Fällen vor. Die an der Körperwand entstandenen Ge-

schlechtsproducte lösen sich mit ihrer Reife ab, oder werden selbst in unreifem Zustande frei und gelangen in die Leibeshöhle (Fig. 93), wo sie in letzterem Falle sich noch weiter bilden. Als Ausführwege sowohl für männliche als weibliche Zeugungsstoffe werden auch hier die Schleifencanäle verwendet, doch sind es gerade diese Punkte, welche noch genauerer Untersuchung bedürfen. Auch für die Gephyreen dienen, wie oben (§ 144) bemerkt, die nur in geringer Zahl bestehenden Homologa der Schleifencanäle als Hilfsorgane der Geschlechtsfunction, und bieten noch bedeutendere, jedoch einer genaueren Prüfung harrende Modificationen.

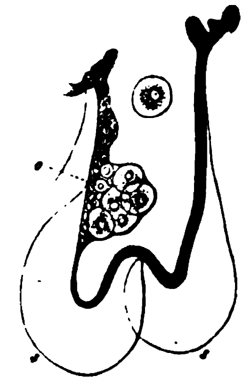


Fig. 93. Ein Parapodium von Tomopteris. *s s* Schuppenartige Bildungen des Integuments, welche an zwei, einem ventralen und dorsalen Parapodium anderer Anneliden homologen Fortsätzen entspringen. *o* Ovarium, als ein Haufen von Zellen, von denen die Eibildung ausgeht.

Eine selbständige Stellung muss dem Geschlechtsapparate der Räderthiere eingeräumt werden. Mit dem der Chätopoden hat er nur das diöcische Verhalten gemeinsam und unterscheidet sich, wie von dem Geschlechtsapparate aller Annulaten, durch das einmalige Vorkommen der bezüglichen Organe. Die Geschlechter sind nicht blos durch die Organe der Fortpflanzung verschieden, sondern auch durch ihre übrige Organisation. Ausser durch geringere Grösse sind die Männchen durch Rückbildungen verschiedener Organsysteme, vorzüglich des Darmcanals ausgezeichnet. Der Hoden besteht aus einem einfachen, am Hinterleibe ausmündenden Schlauche, dem zuweilen noch accessorische Drüsenschläuche verbunden sind. Beim weiblichen Geschlechte nimmt das platte Ovarium eine ventrale Lage ein und mündet mit kurzem Oviducte in die Cloake. Der Oviduct zeigt erweiterte, zur Aufnahme von Eiern dienende Abschnitte, und stellt damit einen Uterus vor, in welchen bei gewissen Arten die Eier ihre Entwickelung zum Embryo antreten.

§ 156.

Die Geschlechtsproducte der Würmer besitzen für die meisten Abtheilungen übereinstimmende Formen. Das Ei wird durch eine in verschiedenem Maasse modificirte Zelle repräsentirt. Eigenthümlich verhält sich die Entstehung der Eier bei den Nemathelminthen durch Sprossung von einem gemeinschaftlichen kernhaltigen Protoplasmastrange, dem Inhalte der röhrenförmigen Ovarien. Bei gleichzeitiger Bildung einer grösseren Menge von Eiern erscheint der Rest des Protoplasma als eine die Röhre durchziehende Axe (Rhachis), die ringsum mit keilförmig gestalteten Eiersprossen besetzt ist. Aehnliches findet sich bei Hirudineen, die Ovarien enthalten bei Haemopis einen jener Rhachis entsprechenden zu-

sammengerollten Faden, an welchem die Eikeime sprossen. Die Eier stehen dann mit dem Faden durch eine dünne Hüllschichte, die sich stielartig auszieht, in Verbindung. Bei Nephelis fehlt der Strang und die Eikeime bilden Haufen von Zellen. Die Eier bilden bei allen jenen, welche Dotterstöcke besitzen, nicht das einzige zum Aufbau des Embryo verwendete Material, vielmehr wird dieses durch die Producte der Dotterstöcke — Dotterzellen — vervollständigt (vergl. § 147). Das als Ei erscheinende Gebilde besteht also hier aus einem Complexe von Zellen, von denen nur eine in dem Werthe einer Eizelle sich forterhalten hat. Fast allgemein empfangen die Eier Umhüllungen sehr mannichfacher Art. Bald ist es nur eine Eiweissschichte, bald eine solche, von einer festwerdenden Schale umgeben.

Die Formelemente des Sperma sind aus einem rundlichen oder länglichen Körper gebildet, von dem ein feiner beweglicher Geisselfaden sich fortsetzt. Abweichend hievon verhalten sich wieder die Nematoden, deren Samenelemente ähnlich den Eiern von einer Rhachis sprossen. Die so entstehenden Zellen vermehren sich weiter. und stellen zellenähnliche Körper vor, die wohl amöboïde Bewegungen vollführen, aber es nicht zur Geisselbildung kommen lassen.

Die Samenfäden werden bei vielen Ringelwürmern in besonderen Abschnitten der männlichen Ausführwege in bestimmt geformte Massen vereinigt — Spermatophoren — die als solche in den weiblichen Apparat übertragen werden. Solche aus nur verklebten Samenfäden geformte Spermatophoren besitzen manche Scoleinen (Tubifex). Mit einer äussern Umhüllung versehene Spermatophoren kommen bei Hirudineen vor.

Vierter Abschnitt.

Echinodermen.

Allgemeine Uebersicht.

§ 157.

Eine durch Ausprägung eines besonderen Typus sich enger abgrenzende, und damit selbständiger darstellende Gruppe bilden die Echinodermen. Die Sonderung des Darmcanals unter Bildung einer perienterischen Höhle (Cölom) unterscheidet von den Cölenteraten. Die Verkalkung der die Leibeshöhle umschliessenden Integumentschichte (Perisom) im Zusammenhalte mit der radiären, aus mehr als zwei Antimeren bestehenden Körperanlage bildet eine gegen die höher stehenden Abtheilungen ziemlich scharfe Grenzmarke. Diese Unterscheidung der ausgebildeten Echinodermenform von anderen Thierstämmen ist in den Larvenzuständen noch nicht vorhanden, daher auch an diesen verwandtschaftliche Beziehungen mit anderen Typen noch zu erkennen sind. Diese sind um so mehr hervorzuheben, als der actinoïde Typus der Echinodermen Veranlassung gab, sie mit den Cölenteraten zu einer Abtheilung der Radiaten oder Strahlthiere zusammenzufassen, welche Verbindung bei genauerer Prüfung nicht zu rechtfertigen ist. Dieses spricht sich in der Erkenntniss der Verwandtschaft mit Würmern, besonders mit Anneliden und Gephyreen, aus. Sowohl die innere Organisation der Echinodermen, als auch die äussere, in der Metamerenbildung sich kundgebende, hat diese Vorstellungen fester begründet. Daraus entwickelte sich die durch Häckel aufgestellte Hypothese, der zufolge die Echinodermen aus Stöcken wurmartiger Organismen sich hervorbildeten.

In der Larvenform der Echinodermen zeigt sich eine völlige Uebereinstimmung mit den Larven von Würmern. Wie bei manchen der letztern legt sich auch hier im Innern des Larvenleibes ein neuer Organismus an. Die auftretende Sprossung lässt aber die Differenzirung einer Mehrzahl von Individuen wahrnehmen, und damit tritt die Erscheinung in eine bereits genauer gekannte Reihe ein. Die einzelnen Sprossen sondern sich allmählich bis zu einem gewissen Grade von einander, um jedoch niemals

völlig sich zu trennen, so dass ihnen eine Anzahl von Organen, oder einzelne Abschnitte von Organsystemen gemeinsam angehören. Die sprossenden, zu einem einzigen Organismus verbunden bleibenden Individuen verlieren dadurch ihre Selbständigkeit und sinken zur Bedeutung von Körpertheilen (Antimeren) herab.

Diese die Echinodermen von den Würmern ableitende Auffassungsweise lässt erstere über letztere stellen, da letztere die Voraussetzung für die Existenz der ersteren abgeben.

Die einzelnen Abtheilungen der Echinodermen ordnen sich in folgende Uebersicht:

I. Asteroïda[1].
  Asterida.
    Asteracanthion, Solaster, Astropecten, Luidia.
  Brisingida.
    Brisinga.
  Ophiurida.
    Ophioderma, Ophiolepis, Ophiothrix, Ophiocoma.
  Euryalida.
    Astrophyton.

II. Crinoïda.
  Brachiata.
    Pentacrinus, Comatula.

III. Echinoïda.
  Desmosticha.
    Echinothurida[2].
      Calveria, Phormosoma.
    Cidarida.
      Cidaris.
    Echinida.
      Echinus, Echinometra.
  Petalosticha.
    Spatangida.
      Spatangus.
    Clypeastrida.
      Clypeaster, Laganum, Scutella.

IV. Holothuroïda.
  Eupodia.
    Holothuria, Molpadia, Pentacta, Psolus, Cuvieria.
  Apodia.
    Synapta, Chirodota.

---

1) Weil die ältesten Echinodermen umfassend, und auch bezüglich der Organisation der vorauszusetzenden Stammform am nächsten stehend, müssen die Asteroïden vorangestellt werden. In ihnen beizuzählenden fossilen Formen erscheinen zugleich mit der folgenden Klasse (Crinoïden) verwandte Zustände.

2) Diese höchst wichtige Familie bietet vorzüglich durch das bewegliche Hautskelet Verknüpfungspunkte mit den Asteriden.

Literatur.

TIEDEMANN, Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzenfarbigen Seesternes und Steinseeigels. Landshut 1816. — SHARPEY, Art. Echinodermata in TODD Cyclopaedia II. — MÜLLER, J., Anatomische Studien uber die Echinodermen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1850. — Derselbe, Die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin 1852. — Derselbe, Ueber den Bau der Echinodermen. Abhandl. d. Berl. Acad. 1853. -- Derselbe, Sieben Abhandlungen über die Larven u. Metarmorphosen der Echinodermen in den Abhandl. d. Berl. Acad. 1848—55. — SARS, M., Oversigt of Norges Echinodermer. Christiania 1861. — GREEFF, Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Beförd. d. Naturw. zu Marburg 1871—76. — TEUSCHER, R., Beitr. z. Anat. d. Echinodermen. Jen. Zeitschr. Bd. X.

Asteroïden: FORBES, ED., A history of british Starfishes. London 1841. — MÜLLER, J. und TROSCHEL, System der Asteriden. Braunschweig 1842. — AGASSIZ, A., Embryology of the Starfish. Contrib. to the nat. hist. of U. S. Cambridge 1864. — HOFFMANN, C. K., Z. Anat. d. Asteriden. Niederl. Arch. f. Zoolog. Bd. II. — SARS, G. O., On some remarkable forms of animal live. II. Christiania 1875. — LANGE, WILH., Z. Anat. d. Aster. u. Ophiur. Morph. Jahrb. Bd. II.

Crinoïden: MÜLLER, J., Ueber den Bau des Pentacrinus caput medusae. Abhandl. d. Berl. Acad. 1844. — THOMSON, W., On the embryogeny of Antedon rosaceus. Phil. Trans. 1865. II. — CARPENTER, W. B., Researches on structure etc. of Antedon rosaceus. Phil. Transact. 1866. — SARS, M., Mémoire pour servir a la connaissance des Crinoïdes vivants. Christiania 1868. — PERRIER, ED., Rech. s. l'anat. etc. des bras de la Comatula rosacea. Arch. de zoolog. expériment. T. II. — GÖTTE, Vergl. Entwickelungsgesch. d. Comat. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. — LUDWIG, H., Morph. Stud. (Crinoideen). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII.

Echinoïden: VALENTIN, Anatomie du genre Echinus. 1841. — HOFFMANN, C. K., Anat. d. Echinen u. Spatangen. Niederl. Arch. f. Zoologie. Bd. I. — AGASSIZ, A., Revision of the Echini. P. 1—4. Cambridge U. S. 1872. 73. — LOVÉN, S., Études sur les Échinoidées. Kongl. Svenska Vet. Acad. Handl. Bd. XI. — WYVILLE THOMSON, On the Echinoidea etc. Phil. Transact. 1874. P. II.

Holothuroïden: QUATREFAGES, Anatomie der Synapta Duvernaea. Ann. sc. nat. II. XVIII. — DANIELSEN, C. og KOREN, J., Bidrag til Holothuriarun udviklingshistorie in Fauna littoralis Norvegiae. II. Bergen 1856. — BAUR, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. N. A. L. C. XXXI. — SEMPER, C., Reisen in den Philippinen. Bd. II. 1. Holothurien. — SELENKA, Z. Entw. d. Holothur. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXVII.

Körperform.

§ 158.

Die morphologischen Beziehungen der verschiedenen Echinodermenabtheilungen zu einander wie zu niederen Formen, sind vorzüglich durch die Ontogenie verständlich. Die aus dem Ei hervorgegangene Larve besitzt nur zwei Antimeren (bilaterale Symmetrie) und stimmt in allen wesentlichen Punkten mit Larven von Ringelwürmern überein. Eine Wimperschnur umgibt entweder die den Mund tragende orale Fläche (vergl. Fig. 94 *A*) oder sie ist in zwei Kränze gesondert, davon einer ein praeorales, der andere ein postorales Feld umschliesst (*B*). Die erstere

Larvenform findet sich bei Holothurien, die zweite bei Asteriden. Diese Formen liegen auch den Larven anderer Echinodermen zu Grunde, wobei

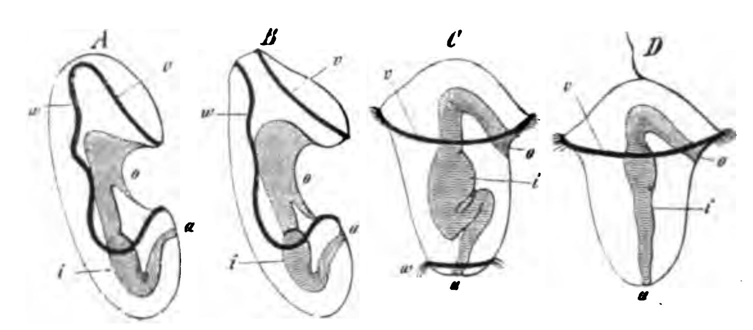


Fig. 94. Larvenformen in seitlicher Ansicht. *A* Larve einer Holothurie. *B* Larve eines Seesternes (Bipinnarientypus). *C D* Wurmlarven. *o* Mund. *i* Magen. *a* After. *v* Praeorale Wimperschnur in *B*, *C*, *D* selbständig, in *A* ein orales Feld umsäumend.

jedoch bei Ophiuren und Seeigeln eine Anzahl von Fortsätzen sich ausbildet (Fig. 95), auf welche die Wimperschnur gleichfalls übergeht. In vereinzelten Fällen (wenn die Entwickelung nicht im Freien, sondern innerhalb des mütterlichen Organismus vor sich geht) wird die Larvenform übersprungen und es entsteht das Echinoderm ohne jenes Zwischenstadium. Die Uebereinstimmung der Larvenformen selbst sehr verschiedener Abtheilungen lässt auf gemeinsame Abstammung schliessen, und zwar von Formen, denen der Radiärtypus fremd ist. Der Versuch einer Ableitung der Echinodermen von Cölenteraten ignorirt jene wichtige Thatsache, und lässt für die Echinodermen eine Ausnahme gelten, für die er keine Erklärung geben kann.

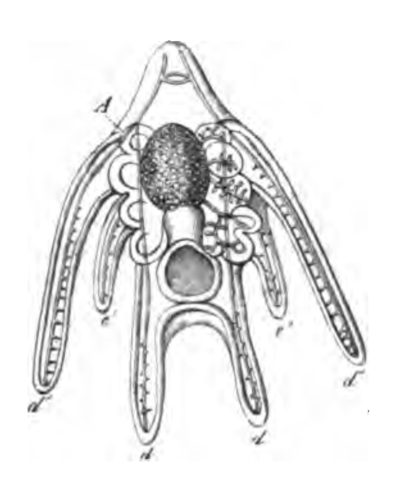


Fig. 95. Larve einer Ophiure (Pluteusform). *A* Anlage des Echinoderms mit sprossenden Armen. *d d' e'* Fortsätze des Larvenkörpers mit dem Gerüste von Gitterstäben. (Nach J. Müller.)

Die Anlage des Echinodermenkörpers erfolgt um den Darm der Larve. Bei den Asteroïden sprossen aus einer gemeinsamen Anlage fünf oder mehr Theile hervor, die künftigen »Arme« oder »Strahlen« des Seesternes (Fig. 95 *A*). Das freie Ende des Strahls erscheint zuerst selbständig, das andere Ende bleibt mit der gemeinsamen Masse verbunden. Dieses entspricht dem Vordertheile, das freie Radienende dem Hintertheile eines Wurmkörpers. Indem die Anlage jedes Armes wächst, erscheinen an ihm Gliedstücke (Metameren) zwischen Basis und Spitze. Jedem Arme eines

Seesternes kommt ein gewisses Maass selbständiger Organisation zu; seine Organe, wie Darm, Nerven- und Gefässsystem, auch Geschlechtsorgane, stimmen in ihrer Lagerung mit den homologen Organen von Ringelwürmern überein. Nimmt man von da aus einen Beweggrund, jeden der sprossenden Arme mit einem wurmartigen Organismus zu vergleichen, so wird man den aus dem Sprossungsprocess hervorgehenden Seestern als einem Multiplum solcher Organismen entsprechend beurtheilen müssen, und in der ganzen Erscheinung einen ähnlichen Vorgang sehen, wie er bei andern niedern Thieren Platz greift, z. B. bei den zusammengesetzten Ascidien. Es ist ein Sprossungsprocess mehrfacher Einzelthiere, der nicht zu einer vollständigen Trennung der letzteren hinführt, sondern dieselben zu einem Individuum höherer Ordnung verbunden bleiben lässt.

Dass in Folge der Unvollständigkeit der Sonderung nicht blos äusserlich ein Zusammenhang der Sprossungsproducte besteht, sondern dass auch eine gewisse Summe innerer Organe verbunden, und daher für den Gesammtorganismus gemeinsam bleibt, erscheint nicht schwer zu verstehen.

§ 159.

Wir sehen also einen Organismus entstehen, dessen Antimeren in den radiär angeordneten »Armen« sich darstellen, deren jeder ursprünglich den Werth einer Person besitzt. Aus der Concrescenz derselben entsteht ein Individuum höherer Ordnung, ein Thierstock. Die Zahl der Arme ist bei den Asteriden eine noch nicht völlig feststehende, bei manchen ist sie bedeutend (14 bei Solaster), bei anderen (Asteracanthion) zuweilen vermindert (4). Die Mehrzahl hat sie auf fünf beschränkt, und damit ist die Grundzahl bestimmt, die bei den übrigen Echinodermen waltet. Von 9—12 variirt die Armzahl noch bei Brisinga. Die Verbindungsstelle sämmtlicher Arme bildet bei den Seesternen den gemeinsamen Körper, der die Mundöffnung trägt. Diese liegt an der ventralen Fläche, welche dadurch als orale erscheint und der sich die aborale entgegenstellt. Sie ist an den Armen durch Reihen von schwellbaren und beweglichen Fortsätzen — Ambulacralfüsschen — ausgezeichnet, die zusammen für jeden Arm ein »Ambulacrum« bilden, und an einer längs des Armes laufenden Vertiefung (Ambulacralrinne) angebracht sind. Sie entsprechen einer auch an andern Theilen ausgedrückten Metamerenbildung der Arme. 4 Reihen finden sich bei Asteracanthion, 2 Reihen bei der Mehrzahl der übrigen. Ob diese Gebilde mit den Parapodien der Würmer verwandt sind, ist unbestimmt. Die ventrale Fläche wird auch als ambulacrale bezeichnet. Ambulacrale und antiambulacrale (dorsale) Flächen besitzen gleiche Ausdehnung.

Das Maass der Selbständigkeit der Radien oder Arme im Vergleiche zum gemeinsamen Körper ist sehr verschieden, und bei nicht wenigen zeigt sich eine Verkürzung derselben zu Gunsten der Körperscheibe, und lässt dadurch in gleichem Grade (Oreaster, Pteraster, Asteriscus etc.) die

Vorstellung der ursprünglich individuellen Bedeutung der Arme verloren gehen. Die Vergleichung der drei vorstehenden Formen von Seesternen (Fig. 96 *A B C*) gibt das deutlich zu verstehen.

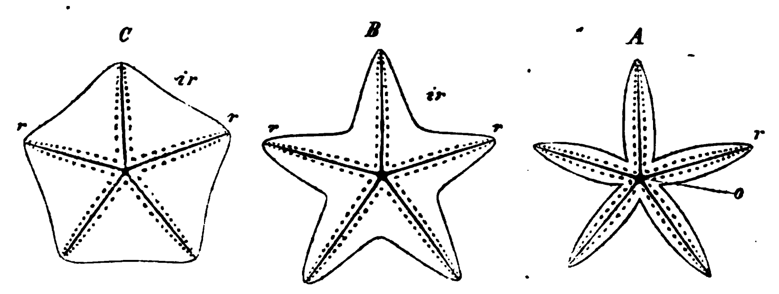


Fig. 96. Drei Formen von Seesternen *A B C*, an denen die Concrescenz und damit das Aufhören der Selbständigkeit der Arme sich allmählich vervollständigt. Alle drei sind von der oralen Körperfläche dargestellt, welche zugleich die ambulacrale ist. Die Ambulacra sind durch Punktreihen dargestellt. *o* Mundöffnung. *r* Radien (Arme). *ir* Interradien.

§ 160.

Von der für die Seesterne geltenden Form leiten sich die Verhältnisse der übrigen Echinodermen ab, und zwar nach zwei divergenten Richtungen. In beiden kommt es zu einer grösseren Centralisation des Organismus, aber auf verschiedene Weise. In der einen Richtung ergibt sich eine grössere Entfaltung der Arme unter stufenweise ausgeprägtem Verlust ihrer Beziehungen zu inneren Organen. Bei der andern Richtung spricht sich ein vollständiges Aufgehen der Arme in den gemeinsamen Körper aus. Die Fünfzahl der Radien erscheint constant. Die erstere Erscheinung findet sich bei Brisinga und den Ophiuriden, deren Leib in einen scheibenförmigen centralen Theil (Fig. 97 *s*) und davon ausgehende, aber scharf abgesetzte Arme (*r*) gesondert ist. Die Arme betheiligen sich nur in geringem Grade an der Bildung der Leibeshöhle, welche fast ausschliesslich auf die Körperscheibe beschränkt ist. Den Ophiuren fehlt die Ambulacralfurche, die Ambulacra sind aber noch längs der Arme ausgedehnt.

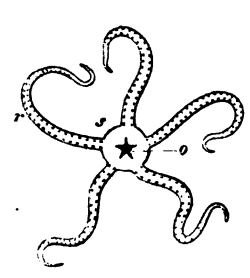


Fig. 97. Schematische Darstellung der Körperform einer Ophiure. *o* Mund. *s* Körperscheibe. *r* Arme.

Durch dichotomische vielfach wiederholte Theilungen sind die Arme der Euryaliden bedeutender ausgebildet. Eine flache Rinne setzt sich auf die Theilungen fort. Die in früheren Perioden in grosser Verbreitung und bedeutendem Formenreichthum erscheinenden, gegenwärtig nur in einigen Gattungen vertretenen Crinoïden sind unter Verlust der freien Ortsbewegung in festsitzende Zustände übergegangen. Bei der die lebenden Formen mit umfassenden Abtheilung der Brachiata hat sich vom antiambulacralen

Theile des kelchförmigen Körpers aus ein oft mächtiger, gegliederter, durch Verzweigungen und Anhangsgebilde complicirter Stiel (Fig. 98) entwickelt, der zur Befestigung dient. Die nicht immer in der Fünfzahl, häufig zahlreicher vorhandenen Arme bieten in der Regel eine bedeutende Ausbildung durch Theilungen oder secundäre Anhänge, von denen die wie alternirende Fiederblättchen den Armen ansitzenden als Pinnulae bezeichnet werden. Die Ambulacralrinne erstreckt sich auf die Arme und lässt die Füsschen als tentakelartige Gebilde hervortreten. Der festsitzende Zustand ist bei einigen auf die Jugend beschränkt, und später löst sich der armtragende Körper vom Stiele (Antedon, Comatula).

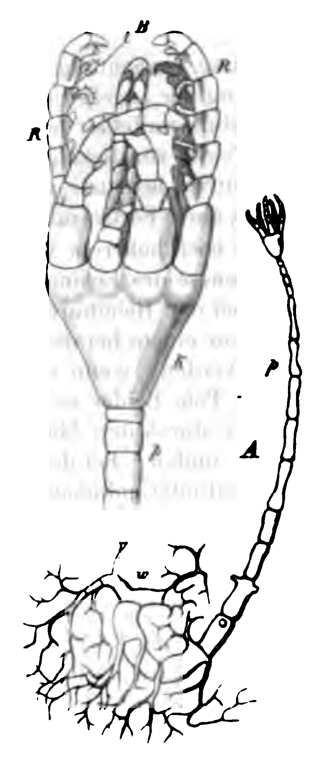


Fig. 98. Rhizocrinus lofotensis. *A* Junges Exemplar. *B* Kelch (*k*) mit 7 Armen eines grösseren Exemplars. *p* Stiel. *w* Wurzeln. *R* Arme. *t* Tentakel. (Nach M. Sars.)

§ 161.

Die andere Reihe der Modificationen der Körperform führt zu den Echinoïden. Die Armbildungen sind als selbständige Theile gänzlich zurückgetreten. Der bei den echten Seeigeln (Desmosticha) mehr oder minder kegelförmige Körper zeigt die Ambulacralbildung über den grössten Theil der Oberfläche ausgedehnt. Die Ambulacralfelder bilden fünf vom Mundpole (Fig. 99. *A o*) bis zum entgegengesetzten Pole (*B a*) ziehende Streifen, die durch ebensoviele der Saugfüsschen entbehrende Felder (Interambulacra) von einander getrennt sind. Das aborale Polfeld (Apicalpol) wird von der in hohem Grade beschränkten antiambulacralen Fläche eingenommen. Die bei den Seesternen ziemlich gleichmässige Vertheilung von ambulacraler (oraler) und antiambulacraler (aboraler) Oberfläche des Körpers ist also hier vollständig umgeändert, indem die erstere das Uebergewicht über die andere erhielt. Denkt man sich also eine Seesternform, deren

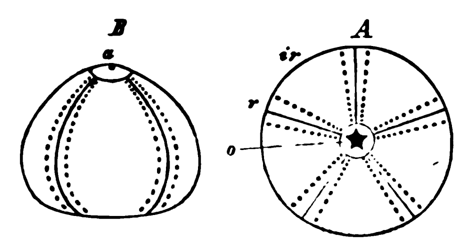


Fig. 99. Schematische Darstellung eines Seeigels. *A* von der oralen Fläche. *B* in seitlicher Ansicht. Ambulacra durch Punktreihen dargestellt. *r* Radien. *ir* Interradien. *o* Mund. *a* Afteröffnung. Letztere von der antiambulacralen Fläche umgeben.

Arme ganz in den gemeinsamen Körper übergingen (vergl. Fig. 96 *C*), so wird eine Rückbildung der antjambulacralen Fläche und eine daran geknüpfte Ausbildung der ambulacralen, zur Seeigelform hinüberführen.

Diese Einrichtung erscheint bei den Petalostichen theils durch Veränderung der Lagebeziehungen von Mund und Afteröffnung, theils durch die Ambulacralfelder modificirt. In letzterer Beziehung ist die Reduction jener Felder von Belang. Sie bilden eine auf der Dorsalfläche befindliche fünfblättrige Rosette, von deren Blattenden bei den Clypeastriden noch Spuren einer Fortsetzung der Felder bis zum Munde verfolgbar sind.

In noch höherem Maasse als bei den Seeigeln sind die Spuren der Phylogenese des Echinodermenkörpers aus einem Multiplum von Individuen bei den Holothuroïden verwischt. Der walzenförmige Körper kann aber von einem bei den regulären Seeigeln herrschenden Befunde abgeleitet werden, wenn man sich letzteren gestreckt vorstellt. Orale und aborale Pole beider entsprechen sich, ersterer durch die Mundöffnung, letzterer durch den After ausgezeichnet. Die antiambulacrale Fläche ist verschwunden. Bei den echten Holothurien (Eupodia) wechseln ambulacrale und interambulacrale Felder vom Munde bis zum After ziehend. In verschiedener functioneller Verwendung können jedoch einzelne der Ambulacra eine Ausbildung, andere eine Rückbildung eingehen. So erhalten sich drei Ambulacra an einer als ventraler oder Sohlfläche fungirenden Fläche bei Psolus, indess die beiden übrigen der als Dorsalfläche fungirenden Strecke der Körperoberfläche zugehörigen rückgebildet sind. Bei Cuvieria ist dieses Verhalten zu einer scheinbaren Auflösung der drei ventralen Ambulacra weitergeführt.

Die Rückbildung der Ambulacra erscheint allgemein bei den Synapten und damit ist auch äusserlich die in der Vertheilung der Ambulacra ausgesprochene radiäre Organisation aufgelöst, nachdem schon bei den Asteroïden die Radien zu Gunsten eines sich centralisirenden Organismus die auf sie vertheilten Organe abzugeben begannen.

Gliedmassen.

§ 162.

Nicht so mannichfach als bei den Würmern erscheinen die Anhangsgebilde des Integumentes, welche als Gliedmassen sich betrachten lassen. Von solchen Theilen müssen die Saugfüsschen, Ambulacralfüsschen, voran gestellt werden, da sie die verbreitetste Einrichtung bilden, die, offenbar aus gemeinsamer Stammform entsprungen, zum Typischen der Echinodermen-Organisation gehört. Es sind schlauchförmige, meist cylindrische Fortsätze der Leibeswand, die sowohl durch ihre Anordnung in Reihen (der Metamerie der Radien gemäss mit den Parapodien der Anneliden überein kommen, aber im Ganzen sich doch einfacher verhal-

ten, als diese (Fig. 100). Der grösseren Gleichartigkeit ihres Baues entspricht die mindere Verschiedenheit der Function.

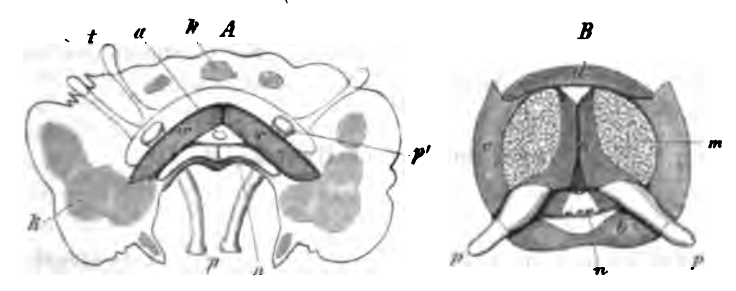


Fig. 100. Schema des Querschnittes eines Armes. *A* von Asteracanthion rubens, *B* von Ophiura texturata. *p* Ambulacralfüsschen. *p'* Ampullen. *t* Hauttentakel. *n* Nervenstränge. *v* Ambulacralplatten. *m* Muskeln. *a* Ambulacralvenen. *b* Bauchplatte. *c* Seitenplatten. *d* Rückenplatte. *k* Verkalkte Stücke des Integuments. Nach WILH. LANGE.

Das freie Ende dieser röhrenförmigen Gebilde (*p*) ist entweder abgeplattet und mit einem saugnapfartigen Ende ausgestattet (Seeigel); oder es ist konisch zugespitzt oder abgerundet (viele Seesterne), zuweilen auch noch mit einer knopfartigen Anschwellung versehen. Andere besitzen seitliche Einkerbungen oder secundäre Fortsätze (Ophiuren und Crinoïden), und diese bilden dann den Uebergang zu jenen Formen der Ambulacralgebilde, die nicht mehr locomotorisch sind, sondern als Ambulacralkiemen oder auch als Ambulacraltaster (fühlerartige Bildungen) erscheinen.

Durch Anfüllung mit Flüssigkeit gerathen die Füsschen in den Zustand der Schwellung und werden in Folge dessen erigirt, so dass sie sich auszustrecken vermögen. Ihre Ausdehnung richtet sich nach der Länge der starren Integumentanhänge, so dass man die längsten Saugfüsschen bei den langstacheligen Seeigeln antrifft. Beim Strecken heftet sich das Ende fest, und das Füsschen vermag nun, sich contrahirend, den Körper des Thieres nach der Anheftungsstelle hin fortzuziehen, eine Art der Ortsbewegung, die namentlich bei Seeigeln oft ziemlich behende ausgeführt wird. Bei der Bewegung betheiligt sich immer eine ganze Gruppe von Füsschen, deren Zusammenwirken eine gewisse Energie ermöglicht. Die Vertheilung dieser Gebilde über den Körper ist in den vorhergehenden Paragraphen berücksichtigt, und ihrer Beziehungen zum Gefässsysteme wird bei diesem Erwähnung geschehen.

Bei den Crinoïden übernehmen um den Mund stehende Saugfüsschen die Rolle von Tentakeln, welche Bedeutung in manchen andern Fällen mit der locomotorischen Function sich combinirt. Dadurch treffen sich auch selbständiger differenzirte Tentakelbildungen mit jenen Organen verknüpft, nämlich die Tentakel in der Nähe der Mundöffnung bei Holothuroïden (vergl. Fig. 113 *T*). Sie erscheinen bald gefiedert, bald verzweigt, und sind meist vollständig einziehbar. Bei manchen Synapten tragen sie Saugnäpfe (S. duvernaea). Ihr Binnenraum steht mit demselben Gefässsystem wie die Ambulacralfüsschen in Communication.

Verschieden hiervon sind die sogenannten **Hautkiemen**, **Tentakel**, welche auf der antiambulacralen (dorsalen) Körperfläche der Seesterne verbreitet sind (Fig. 100 *t*) und bei den Echiniden als fünf Paare contractiler Bäumchen in der Nähe des Mundes stehen. Sie communiciren mit der Leibeshöhle, sind blosse Ausstülpungen des Integuments.

Integument und Hautskelet.

§ 163.

Bei den Echinodermen erscheint derselbe Hautmuskelschlauch, wie bei den Würmern, allein das Integument ist von der Muskulatur schärfer gesondert. Letztere bildet grösstentheils eine die Leibeshöhle begrenzende Schichte, der das Integument aussen auflagert. Dieses wird durch einen besonderen Zustand ausgezeichnet, indem die Beweglichkeit des Körpers durch Einlagerung von Kalk in die mit der Muskulatur zum »**Perisom**« verbundene Integumentschichte mehr oder minder beeinträchtigt wird.

Diese Erscheinung tritt bereits selbständig in der Larve auf, erreicht aber hier nie ein bedeutendes Volum, vielmehr bietet sie durch stabförmige Bildungen einer reichen Entfaltung von Fortsätzen eine festere Stütze. Auf den Fortsätzen ziehen sich saumartige wimpernde Wülste hin (Wimperschnüre), welche, in verschiedenen complicirter Anordnung, den locomotorischen Apparat der Larve vorstellen (s. Fig. 95 *d*, *d' e*). Der Vertheilung der Cilien auf die leistenförmigen Vorsprünge der Wimperschnüre geht eine allgemeine Bewimperung des Körpers voraus, die auf den indifferentesten Zustand der Larve beschränkt ist.

Diese Bewimperung erhält sich auch später an vielen Stellen der weichen das Kalkskelet überkleidenden Hautschichte; so ist sie z. B. sehr entwickelt an den bei den Spatangen zum Munde ziehenden Wimperbahnen (Semitae). An anderen Stellen wie an den **Hautkiemen** (s. oben) scheint die Bewimperung mit der **respiratorischen Function** des Integuments in Verbindung zu stehen, an der übrigens auch die Ambulacralfüsschen betheiligt sein mögen.

Der Grad der Verkalkung ist sehr verschieden. Bald sind die Kalkspicula in grösseren Abschnitten unter einander vereinigt, und stellen entweder beweglich oder fest mit einander verbundene Platten vor, ein Verhalten, welches bald über den ganzen Körper verbreitet, bald auf bestimmte Strecken der Oberfläche beschränkt ist. In andern Fällen erscheinen die Kalktheilchen zerstreut und gestatten mannichfache Formveränderungen des Körpers. Damit geht auch in der übrigen Organisation ein grosser Theil des Echinodermencharakters verloren, so dass das Schwinden der Hautverkalkung ein Auslaufen des Typus bezeichnet, und die ganze Erscheinung der mangelhaften Kalkablagerung nicht als ein Anfangszustand der Formenreihe, sondern als deren Ende aufzufassen ist.

Durch die Verkalkung wird das Integument Stützorgan des Körpers, **Hautskelet**, welches in manchen Fällen auch Fortsätze ins Innere des Körpers absendet. Durch letztere entstehen verkalkte Bildungen, die als innere Skelete sich mit dem äusseren combiniren. Die Verkalkung ergreift nie die ganze Dicke des Perisoms. Eine dünne unverkalkte Gewebschichte erhält sich sowohl innerlich, als auch an der Oberfläche, löst sich jedoch an einzelnen Theilen der Oberfläche frühzeitig ab, so dass verkalkte Parthieen zu Tage kommen, z. B. an den stachelförmigen Gebilden, sowie anderen Vorsprüngen des Kalkskelets.

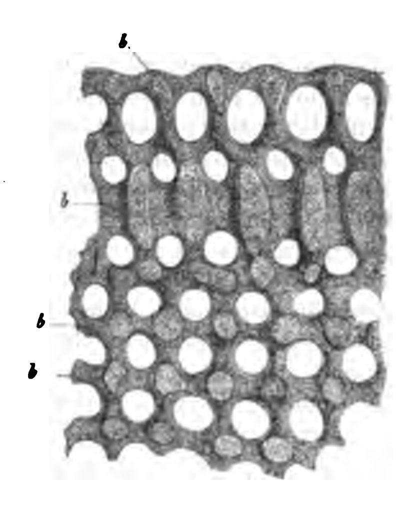


Fig. 101. Ansicht des Kalknetzes aus einer Platte des Hautskelets eines Seeigels (Cidaris). b Durchschnitte senkrecht auf das horizontale Netz gerichteter Balken. (Mässig starke Vergrösserung.)

Die Ablagerung des Kalks in die Integumentschichte geschieht immer in regelmässiger Form. Es entstehen zierliche gitter- oder netzförmige Structuren (vergl. Fig. 101), in deren Zwischenräumen weiche organische Substanz sich forterhält. Auch die solidesten Skeletstücke werden so von Weichgebilden durchzogen, und da, wo die Bildung des Kalkskelets nur durch vereinzelte mikroskopische Einlagerungen repräsentirt wird, erscheinen diese meist in bestimmter Gestalt, charakteristisch für Gattungen und Arten.

Das Kalkskelet der Larven bildet einen, meist aus einem Gerüste zierlich zusammengefügter, zuweilen gitterförmig durchbrochener Stäbe gebildeten Stützapparat. Es findet sich in den Klassen der Echinoïden und Ophiuren verbreitet, sowie auch bei den Larven der Holothuroïden Kalkgebilde vorkommen. In dem Vorhandensein eines Kalkskelets bei den Larven ist zwar das beim Echinoderm sich ausprägende Verhalten im Allgemeinen gegeben, allein dabei ist nicht zu übersehen, dass jenes Larvenskelet der Form der Larve entspricht und nicht jener des ausgebildeten Echinoderms, wie denn auch kein Theil von ihm bleibend in die Echinodermanlage übergeht. Bei den Holothurien soll sogar ein mehrfacher Wechsel des Kalkskeletes bestehen.

§ 164.

Bezüglich des speciellen Verhaltens des Hautskelets ist für die Asteroïden das Vorkommen beweglich unter einander verbundener Stücke an

der Ambulacralfläche der Arme charakteristisch. Vom Munde bis zur Armspitze bestehen quergelagerte Paare sich allmählich verjüngender Kalkstücke (Fig. 100. *A. w*), und bilden die Grundlage einer Furche, der Tentakelrinne. Die einzelnen Stücke bedingen durch Gelenkverbindungen eine Gliederung und zwischen den soliden Gliedern treten die Saugfüsschen (*p*) hervor. Daher werden diese Kalkstücke als Ambulacralplatten bezeichnet. Da aber in dieser Furche noch bestimmte Weichtheile (Ambulacralcanal und Nerven) eingebettet sind, so erscheinen die bezüglichen Gliedstücke nicht als reine Hautskelettheile. Die Ambulacralfurche wird vom Integumente überkleidet, welches seitlich auf die Ambulacralplatten sich fortsetzt. Es besteht vorwiegend aus einer Schichte langer Cylinderzellen, die eine Cuticula überzieht. Lateral geht es in eine viel niederere Zellenschichte über. An den Seitenrändern der Furche steht das Skelet mit dem den Rücken der Arme überkleidenden Hautskelete in continuirlicher Verbindung, und hier zeigen sich häufig Tafeln oder Schilder in einfachen oder mehrfachen Längsreihen. Diese auch durch Höcker vertretenen Bildungen setzen sich zuweilen auf das Integument der Antiambulacralfläche des Körpers fort, oder dieses ist durch netzförmige Kalkablagerungen, und kleinere durch unverkalkte Perisomtheile getrennte Tuberkel ausgezeichnet. Im Baue der Arme, namentlich durch den Besitz einer Ambulacralfurche schliesst sich Brisinga an die Seesterne an.

Den Rand der Arme bilden mannichfaltige grössere Plattenstücke, Randplatten, die häufig durch Stacheln und andere Fortsätze ausgezeichnet sind.

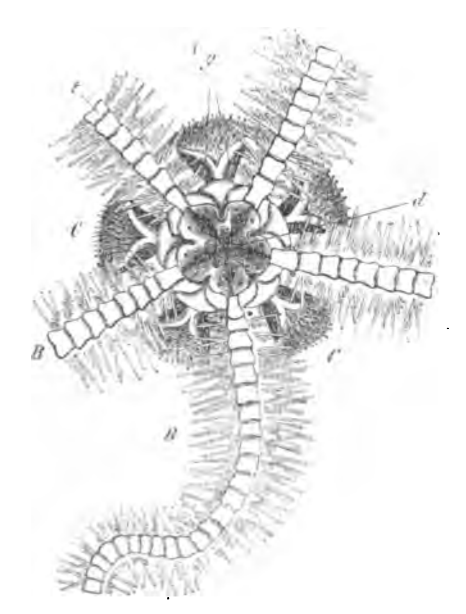


Fig. 102. Körperscheibe einer Ophiure (Ophiothrix fragilis) von der oralen Fläche, mit den Basen der 5 mit Stacheln besetzten Arme. (Vergrössert.) *C* Körperscheibe. *B* Arme. *t* Kalkplatten, welche den der Tentakelrinne der Seesterne entsprechenden Canal bedecken. *g* Genitalspalten. *d* Kauplatten.

Die Integumentbildung der Ophiuren schliesst sich an die der Asterien an. Selten zeigt die antiambulacrale Fläche eine ausgedehnte Entwickelung von Kalkplatten, die hier in der Regel nur gegen die Basis der Arme zu stehen. Ebenda so wie um die Mundspalte bietet auch das ambulacrale oder ventrale Integument Täfelung (Fig. 102). Das feste Gerüste der Arme dagegen entfernt sich in mehreren Stücken von jenem der Seesterne. Die den Ambulacralplatten der letztern homologen Stücke bilden eine dichte, den Arm fast vollständig füllende

Reihe (Wirbelstücke Fig. 100. *B. w*), und lassen gegen die Dorsalfläche nur einen engen Canal, auf der ventralen Fläche eine zur Aufnahme der Nerven und anderer Organe dienende Rinne übrig. Die Leibeshöhle erstreckt sich daher nur in Gestalt enger Canäle in die Arme. An Stelle des bei den Seesternen weichen Ueberzugs der Ambulacralfurche wird bei den Ophiuren eine Reihe fester Kalkschilder (Fig. 100. *B. b*) gefunden, zu denen noch andere seitliche Fortsätze mannichfaltiger Art hinzutreten.

Auch bei den Euryaliden birgt die lederartige Körperbedeckung eine von ihr ausgehende und wie bei den Ophiuren und Seesternen der oralen Körperfläche angehörige Skeletbildung aus wirbelartig aneinander gereihten Kalktäfelchen, die vom Mundrande her auf die Radien bis in deren feinste Ramificationen fortgesetzt sind. Auch hier stellt dieses Skelet den Boden der Ambulacralrinne vor. Auf der aboralen Fläche wird die Körperscheibe von der nur mit Kalkkörnern imprägnirten Haut umschlossen, welche von da auf die Arme übergeht und dieselben bis an den Rand der ventralen Rinne überkleidet.

In grosser Verbreitung finden sich höcker- und stachelartige Fortsätze des Integumentes, welche der mannichfaltigsten Art sein können. Eine eigenthümliche bei Seesternen verbreitete Form sind Bündel beweglicher Stacheln auf gemeinsamem Stiele (Paxillae). Bezüglich der Pedicellarien siehe § 166.

§ 165.

Eine Modification dieser Hautskeletbildung tritt bei den Crinoïden auf. Das dorsale Integument zieht sich in einen Stiel aus, mit dessen Ende die Thiere festsitzen. Regelmässig auf einander liegende Kalkplättchen bilden das Stielskelet, und verbinden sich mit plattenförmigen Basalstücken, an welche andere Kalktafeln zur Umgrenzung des Körpers sich anschliessen. Bei den Comatulen vermittelt ein einfaches knopfförmiges Stück (Centro-dorsale) bei den Jugendzuständen die Verbindung des Stielskelets mit dem Körper. An das centrale Stück reihen sich radiale Gliedstücke an, welche in die Gliedstücke der Arme sich fortsetzen. — Sowohl auf den durch Dichotomie verzweigten Aesten der Arme (Pentacrinus), als auch an den alternirend an den Armen stehenden seitlichen Anhängen (Pinnulae der Comatulen) verläuft die Ambulacralfurche und erstreckt sich mit der des Nachbararmes verbunden an der ventralen Fläche des kelchförmigen Körpers bis zum Munde hin. Der auch hier das Skelet überziehende weichbleibende Theil des Integuments zeigt Einlagerungen von Kalktäfelchen.

§ 166.

Die Veränderung des Hautskeletes der Echinoïden, und damit auch deren Körperform, im Vergleiche mit den Asteriden besteht der Hauptsache nach in Folgendem: Zunächst findet sich eine Verkalkung des oralen (ventralen) Perisoms, nämlich des die Ambulacralrinne und die darin ge-

legenen Weichtheile deckenden, bei den Seesternen weich bleibenden Abschnittes. Statt der beweglich verbundenen Gliedstücke sind äusserlich verkalkte Platten in verschiedener Art der Verbindung vorhanden.

Bei den Desmostichen erscheint der dem dorsalen oder aboralen Perisom der Seesterne homologe Abschnitt als eine unansehnliche, durch kleine, locker mit einander verbundene Kalkplättchen ausgezeichnete Fläche, auf der excentrisch der After (Fig. 103 x) gelagert ist. Diese die Mitte des sogenannten Apicalpols der Seeigel einnehmende Fläche ist von grösseren, die Mündungen der Geschlechtsorgane tragenden Kalkplatten, den Genitalplatten (g), umgeben, davon eine als Madreporenplatte (m) erscheint. An diese, zum Theil sich zwischen sie einschiebend, reihen sich wieder fünf Stücke (Intergenitalplatten) (ig), und von diesen aus ziehen fünf Reihen von Plattenpaaren zur Mundpolfläche, von feinen Oeffnungen durchbohrt, durch welche die Saugfüsschen nach innen communiciren. Es sind die Ambulacralplatten (a), welche die Ambulacralfelder zusammensetzen. Die Ambulacralreihen des verkalkten Perisoms der Seeigel sind homolog dem bei den Seesternen weich bleibenden Perisom, welches die Ambulacralfurche der Arme an der Ventralfläche deckt. Die zwischen den Ambulacralfeldern liegenden undurchbohrten Plattenreihen — Interambulacralfelder (i) — sind den Randplatten der Seestern-Arme homolog. Wie die Ambulacralplatten, so bilden auch die Interambulacralplatten paarige Reihen. Bei Seeigeln früherer Perioden ist die Zahl der letzteren eine grössere gewesen; es sind solche mit 3, 5 bis 7 Reihen in einem Interambulacralfelde bekannt.

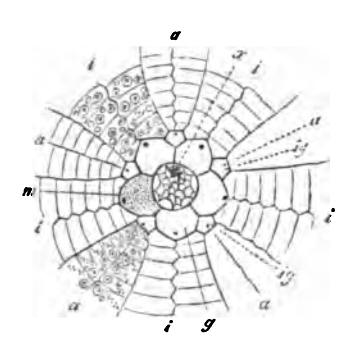


Fig. 103. Apicalpol der Schale eines Echinus. a Ambulacralfelder. i Interambulacralfelder. g Genitalplatten. ig Intergenitalplatten. m Eine als Madreporenplatte erscheinende Genitalplatte. x Afteröffnung in dem von den Genitalplatten umgebenen Apicalfelde. — Die Höcker der Platten sind nur auf einem Interambulacralfelde und einem Ambulacralfelde gezeichnet, auf letzterem sind auch die Poren angedeutet, auf den übrigen vieren weggelassen.

Die Verbindung der Plattenstücke unter einander bietet verschiedene Verhältnisse dar. Wie bei den Seesternen die Kalkplatten des Perisoms durch bewegliche Verbindungen Formveränderungen des Körpers gestatten, so besteht auch bei manchen Seeigeln ein ähnlicher Zustand. In der Familie der Echinothuriden sind die Platten des Perisoms beweglich mit einander verbunden, so dass der Körper seine Gestalt verändern kann. Die ambulacralen Platten wie die interambulacralen schieben sich dabei in der Mitte jedes Feldes dachziegelförmig über einander und die interambulacralen sind lateral durch schmale Zwischenräume von einander getrennt. Bei der Dünne dieser Platten kommt dem weichen Theile des Perisoms eine grössere Bedeutung zu als in den übrigen Familien der

Echinoïden. Auch auf das den Mund umgebende Feld setzen sich jene Platten fort, mit geringen Modificationen, indess bei den übrigen Desmostichen eine schärfere Sonderung dieses Abschnittes besteht. In diesem Verhalten nähern sich die Echinothuriden indifferenten Zuständen, und bilden ein Zwischenglied zu hypothetischen, von Asteroïden ableitbaren Formen. Dies wird noch durch die Thatsache bestärkt, dass im Innern des Gehäuses längs jedes Ambulacralfeldes eine derbe Fascie vom oralen zum aboralen Pole sich erstreckt, und die dem Ambulacrum aufliegenden Theile (Nerven, Gefässe, Ampullen) gegen die Leibeshöhle abschliesst. Sie bildet, an jeder Seite einer Ambulacralfurche befestigt, einen in die Leibeshöhle weit einragenden Vorsprung, der von feinen Oeffnungen durchbrochen ist. Diese Einrichtung entspricht bei den Seesternen der Grundlage der Ambulacralrinne, die dort in jenen Abschnitten verkalkt, indess sie hier, wo das der Ambulacralrinne der Seesterne entsprechende Perisom durch Kalkplatten gebildet wird, weich bleibt.

Von der regulären Form des Hautskelets der Echinoïden bilden sich mehrere wichtige, nicht mehr unmittelbar mit dem bei den Seesternen gegebenen Verhalten vergleichbare Modificationen, welche von einem Verschwinden des Restes des primitiven Dorsal-Perisoms begleitet sind und sich im Uebergange der Radiärform in andere Formen ausdrücken. Die Ambulacralfelder erstrecken sich nicht mehr gleichmässig vom Munde zum Rücken; sie beschränken sich bei Spatangiden und Clypeastriden auf eine nur auf der Dorsalfläche gelagerte fünfblätterige Rosette (Ambulacra petaloïdea). Damit verbindet sich zumeist eine Verminderung der bei den regulären Seeigeln noch sehr zahlreichen Platten, sodass bei geringerer Zahl viel grössere Plattenstücke vorkommen.

Die bei den Seesternen durch das Skelet der Ambulacralrinne vorgestellte innere Skeletbildung wird bei den Echinoïden durch Fortsätze der Ambulacralplatten repräsentirt. Solche, namentlich bei Cidaris ausgebildete Fortsätze umfassen sowohl Nerven als Ambulacralcanal, und zeigen damit jene Verwandtschaft. Als eine hievon unabhängige Einrichtung ist das den Echiniden und Clypeastriden zukommende Skelet des Kauapparates anzuführen, welches, den Anfangstheil des Darmes umgebend, aus einer Anzahl gerüstartig zusammengefügter Kalkstäbe besteht.

Mit dem Integumente der Seeigel sind wie bei den Seesternen stachelartige Fortsätze verbunden, die jedoch durch ihre Beweglichkeit eine grössere Selbständigkeit erreichen. Sie articuliren auf Protuberanzen der Kalkplatten und besitzen einen besonderen Muskelapparat. Form und Volum der Stacheln ist sehr verschieden, bald sind sie haarartig fein (Spatangen), bald keulenförmige Gebilde (Acrocladia) oder lange Spiesse (Cidaris).

Andere Hautorgane eigenthümlicher Natur sind die Pedicellarien, die sowohl den Seesternen als den Seeigeln zukommen. Sie bestehen aus einem stielartigen, muskulösen Integumentfortsatze, der gegen das Ende durch ein feines Kalkskelet gestützt wird und in zwei bis drei zangenartig

gegen einander bewegliche Klappen ausläuft. Diese besitzen gleichfalls ein Kalkskelet. Bei den Echinoïden herrschen die dreiklappigen, bei den Asteriden die zweiklappigen Formen vor. Brisinga schliesst sich an die Asteriden an. Sie finden sich über den ganzen Körper zerstreut, bei den Seesternen besonders an der Basis der Stacheln, bei den Seeigeln vorzüglich auf dem den Mund umgebenden Perisom vertheilt.

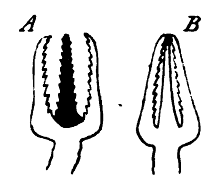


Fig. 104. Pedicellarien von Echinus saxatilis. *A* Eine Pedicellarie mit offenen Zangenarmen. *B* Mit geschlossenen Zangenarmen. (Nach ERDL.)

Diese Körper dürfen als derart modificirte Stachelbildungen gelten, dass der nicht vollständig verkalkende Stiel der Pedicellarie dem Stiele einer Asteriden-Paxilla entspräche, das auf letzterer befindliche Büschel von Stachelchen aber durch die Arme der Pedicellarie dargestellt wird, die ähnlich durch Muskeln bewegt werden, wie dies bei Echinidenstacheln der Fall ist. Eine vermittelnde Form zu den Paxillen bilden die viertheiligen Pedicellarien von Calveria fenestrata, wo jede der langgestielten Klappen in eine breite am Rande umgeschlagene Lamelle ausläuft.

§ 167.

Bei den Holothuroïden verliert das Integument seine Bedeutung als Hautskelet. Unzusammenhängende Kalkeinlagerungen in die derbe Hautschichte finden sich an Stelle der Kalkplatten der übrigen Echinodermen.

Die Kalkeinlagerungen der Haut ergeben bestimmte, meist sehr regelmässige Formen, die bei den Synapten wie bei den Holothurien charakteristisch sind. Zuweilen bilden sie grössere feste Theile, wie die schuppenartigen Gebilde, welche bei Cuvieria die der Sohlfläche entgegengesetzte Rückenfläche des Körpers bedecken, und welche, wenn auch viel kleiner, aber allseitig verbreitet in der Haut von Echinocucumis vorkommen.

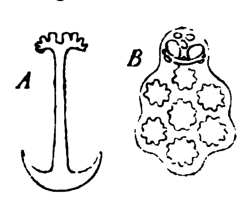


Fig. 105. *A* Kalkanker. *B* Kalkplatte, ersterem zur Befestigung dienend; aus dem Integumente von Synapta Lappa. (Nach J. MÜLLER.)

Bei den Holothurien erreicht die lederartige Bindegewebsschichte eine ansehnliche Mächtigkeit. Recht schwach ist sie bei den Synapten. Auch hier lagern Kalktheile in ihr und zwar sind es häufig solche von bestimmter Form, wie die Kalkrädchen der Chirodoten, oder die durchbrochenen Plättchen (Fig. 105 *B*), welche die Basen der ankerförmigen Hakenstücke (*A*) eingefügt tragen. Letztere ragen aus dem Integumente hervor und bedingen das klettenartige Haften der Synaptenhaut.

Auch den Holothuriden kommt eine vom Hautskelet ausgehende innere Skeletbildung zu. Sie besteht aus einem den Schlund umgebenden Kalkringe, der den Körpermuskeln als Insertion, anderen Organen als Stütze

dient. Aus 10 gesonderten Stücken besteht er bei den Holothurien, 12—15 besitzt er bei den Synapten. Bei den ersteren alterniren fünf grössere Stücke mit ebenso vielen kleineren und sind mehr oder minder beweglich mit einander verbunden. Sie sind den Fortsätzen homolog, die bei den Seeigeln vom Mundrande der Schale aus nach innen treten. Wie diese bieten sie bei Synapten Oeffnungen zum Durchlasse von Nerven und Ambulacralcanälen, die bei den Holothurien durch gabelförmige Fortsätze hervortreten.

Muskelsystem.

§ 168.

Die Muskulatur der Echinodermen ist wie bei den Würmern mit dem Integumente und den davon ausgehenden Bildungen verbunden. Auch die Anordnung der Muskulatur ist im Wesentlichen von der Entfaltung des Hautskelets abhängig, so dass sie nur da, wo der Körper durch Gelenkverbindungen der einzelnen festen Stücke (Asteroïden und Crinoïden), oder beim Bestehen unzusammenhängender Kalkablagerungen im Integumente (Holothurien), eine Veränderung seiner Form zulässt, zu einem Systeme von Körpermuskeln entwickelt ist.

Bei den Asteroïden und Crinoïden ist die an den Armen sich vertheilende Muskulatur wie diese selbst gegliedert, indem sie Zwischenräume der soliden Theile ausfüllt. Bei den Crinoïden, deren Armskelettheile elastisches Gewebe verbindet, lagern die bezüglichen Muskeln auf der ambulacralen oder Bauchfläche des Thiers, und dienen vorzugsweise zur Beugung, indess das elastische Zwischengewebe der Gliedstücke streckend wirkt. In den Pinnulae der Crinoïden besteht dieselbe Einrichtung.

Den Echinoïden, deren Perisom zu einer festen aus meist unbeweglich verbundenen Stücken bestehenden »Schale« erstarrt ist, ist jene Muskulatur rudimentär geworden, und wir finden hier nur einzelne Muskeln auf der Schale zur Bewegung der Stacheln oder stachelartigen Fortsätze, die sowie die im Innern des Körpers vorhandenen nur zur Bewegung bestimmter Organe dienen, wie z. B. die Muskeln des Kauapparates der Seeigel. Bei Spatangen ist die Schale noch an einer Stelle beweglich.

Diesem entgegengesetzte Verhältnisse bieten die Holothurien dar, bei denen der Mangel grösserer Skeletstücke eine gleichmässige Entwickelung der Muskulatur gestattet. Die Verbindung mit dem Integumente besteht in ausgesprochener Weise. Unter der Bindegewebsschichte der Haut liegt eine Ringmuskelschichte, auf welche nach innen zu fünf durch verschieden breite Zwischenräume getrennte muskulöse, zuweilen getheilte Längsbänder (Fig. 113 *m*) folgen, die sich vorne an dem bereits oben beschriebenen Kalkringe (*R*) inseriren. Die Verbindung findet an den fünf zum Durchlasse der Nerven- und Ambulacralgefässe durchbohrten Stücken

statt. Die Ringschichte ist nur bei den Synapten continuirlich, und besitzt bei den Holothurien radiale Unterbrechungen, so dass sie eigentlich nur aus interradialen Querfaserfeldern besteht.

Nervensystem.

§ 169.

Das Nervensystem der Echinodermen wird in seinen Haupttheilen aus einer der Zahl der Antimeren des Körpers entsprechenden Summe von Stämmen dargestellt, die radial verlaufend und ventral gelagert, um den Schlund durch Commissuren verbunden sind. Diese Commissuren entstehen dadurch, dass jeder der die Ambulacralgefässe begleitenden Nervenstämme sich in der Nähe des Mundes in zwei Hälften theilt, die nach beiden Seiten gehend, mit den ihnen von den nächsten Nervenstämmen entgegenkommenden Strängen verbunden sind. Dadurch entsteht ein den Schlund umgebender Ring, der jedoch nach der Art seiner Bildung nicht mit dem Schlundringe der Würmer verglichen werden darf. Jeder der radialen Nervenstämme entspricht vielmehr der ventralen Ganglienkette oder dem Bauchmarke der Annulaten, die Commissuren zwischen mehreren solchen Stämmen sind also Verbindungen des Bauchmarks, die aus der Concrescenz mehrerer unvollständig getrennter Personen hervorgehen.

Bezüglich des specielleren Befundes ist bei Seesternen und Comatulen die Lage der Radialnerven unmittelbar unterhalb der mächtigen Epithelschichte der Ambulacralrinne hervorzuheben (Fig. 100 *A n*), wodurch das Nervensystem fast unmittelbare Beziehungen zum Ectoderm erkennen lässt. Vielleicht darf diese Lagerung auf die Genese der Radialnerven bezogen werden, und es liegt hier ein sehr niedrig stehender Zustand vor, der noch nicht in eine völlige Sonderung übergegangen ist. Dafür sprechen besonders jene Angaben, nach welchen Fortsätze der epithelialen Formelemente in jene Nervenbahn eintreten sollen, denen die Function eines Stützgewebes zugeschrieben wird. Bei den Asteriden besteht jeder Radialnerv aus zwei in der Mitte verdickten Bändern, die zellige und faserige Elemente in gleichmässiger Vertheilung besitzen. Am Ende der Arme bilden die Radialnerven eine bedeutendere Anschwellung, die mit den dort befindlichen Sehorganen in Zusammenhang steht.

Comatula besitzt dieses Nervenband unter gleichen Verhältnissen. Ein seiner Mitte aufgelagertes Blutgefäss begleitet es, und bewirkt, indem es von oben her in es eingesenkt ist, eine Scheidung in zwei Hälften. Regelmässige Verzweigungen gehen nach den Pinnulae ab. Bei den Ophiuren sind die radialen Nervenstämme (Fig. 100 *B n*) in einem von den ventralen Platten (*b*) bedeckten Raume, ebenfalls einer Schichte aufgelagert, welche durch ihre Fortsetzung in die Ambulacralfüsschen sich dem Integumente angehörig erweist. An den Nerven selbst ist jedoch bei manchen (Ophiura

texturata) eine bedeutende Differenzirung aufgetreten. Sie bestehen aus je zwei Nervenfasersträngen, in welche den Metameren des Armes entsprechend Ganglienzellenmassen eingelagert sind. An diesen Ganglien sind die Längsstämme durch Quercommissuren verbunden, und ebenda gehen auch periphere Nerven ab. Jeder Radialnerv stellt somit eine ventrale Ganglienkette vor.

Die Verbindung des Nervensystems mit dem Integument, wenn auch zunächst nur durch unmittelbare Anlagerung ausgesprochen, ist auch für das Verständniss der Skeletverhältnisse wichtig. Durch diesen Zustand wird eine Verkalkung der Ambulacralrinne ausgeschlossen, was erst mit einer grösseren Selbständigkeit des Nervensystems eintreten kann.

Das Nervenpentagon der Echinoïden ist bei der mit einem Kauapparate versehenen Gruppe, dem letzteren eng angelagert. Bei Echinus liegt es (Fig. 106) über dem Boden der Mundhöhle, zwischen dem Oesophagus und den Spitzen der Stücke des Kauapparates, und wird durch fünf Bandpaare in dieser Lage befestigt. Die Nervenstämme (c) begeben sich von den Ecken des Pentagons in die Zwischenräume der Pyramidenstücke, und verlaufen von hier aus über die Mundhaut hinweg zu den Ambulacralfeldern. In der Mitte ihres Verlaufes zeigen sie eine starke Verbreiterung, und eine Medianfurche theilt sie in zwei Seitenhälften. Die von den Hauptstämmen abgehenden Seitenäste begleiten die Aeste der Ambulacralgefässe. Aehnlich ist die Anordnung des Nervensystems der Spatangen, doch bildet der Mundring ein ungleichschenkliges Pentagon.

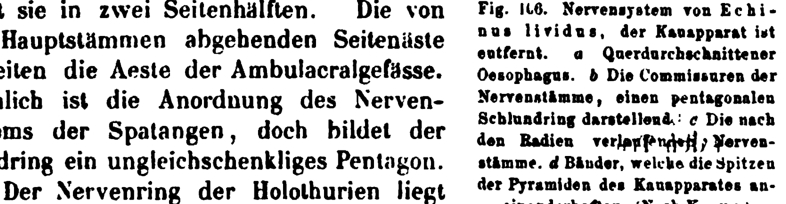


Fig. 106. Nervensystem von Echinus lividus, der Kauapparat ist entfernt. *a* Querdurchschnittener Oesophagus. *b* Die Commissuren der Nervenstämme, einen pentagonalen Schlundring darstellend. *c* Die nach den Radien verlaufenden Nervenstämme. *d* Bänder, welche die Spitzen der Pyramiden des Kauapparates aneinanderheften. (Nach Krohn.)

Der Nervenring der Holothurien liegt dicht vor dem Kalkringe, etwas nach innen von ihm, und wird nach vorne von der Mundhaut begrenzt (Fig. 113 *n*). Da er — verschieden von dem Nervenringe der Seesterne und Seeigel — stärker ist als jeder der aus ihm hervortretenden fünf Nervenstämme (*n'*), so mag ihm mit grösserer Bestimmtheit die Bedeutung eines Centralorganes zukommen, und darin einige Analogie mit dem ganglionären Schlundringe anderer Thiere zu erkennen sein. Dass mit solchem jedoch keine Spur einer wahren Homologie besteht, wird aus der oben bei den Seesternen angeführten Genese des Echinodermen-Schlundringes verständlich. Die peripherischen Nervenstämme treten durch Oeffnungen der fünf grösseren Stücke des Kalkringes, und verlaufen dann breiter werdend nach aussen von den Längsmuskelbändern, unter Abgabe feiner Zweige bis zum Hinterleibsende, wo ihre Breite in der Gegend der Cloake wieder abnimmt. Jeder radiale Nervenstamm lässt

zwei Schichten unterscheiden, die durch eine Bindegewebslage von einander getrennt sind. Ein Gefäss begleitet den Radialnerven durch eine Scheidewand von weiter nach innen liegenden Ambulacralgefässen getrennt. Ausser diesen radialen Stämmen sendet der Mundring auch Tentakelnerven ab.

Sinnesorgane.

§ 170.

Bestimmte Theile des Integumentes erreichen auch hier eine besondere Bedeutung für den Tastsinn. Ausser den mit dem Wassergefässsysteme in Verbindung stehenden Saugfüsschen können noch die Tentakelgebilde als Tastorgane hieher gezählt werden, denen mit der Beschränkung des Ambulacralsystems bei den Holothurien (Apodia) eine voluminösere Entfaltung, und dadurch eine höhere Bedeutung zukommt.

Als Gehörwerkzeuge sind bei Synapten fünf Bläschenpaare beschrieben worden, die an den Ursprüngen der radialen Nervenstämme gelagert sind. Sie sind ebenso problematische Sinnesorgane, wie die sogenannten Augenflecke dieser Gattung.

Sehwerkzeuge wurden nur bei den Asteriden näher bekannt, während bei den übrigen Echinodermen blosse Pigmentanhäufungen als Augen oder »Augenflecke« gedeutet wurden. Die Augen der Seesterne lagern an der gewöhnlich aufwärts gebogenen und damit dem Lichte zugekehrten Spitze jedes Armes auf einer polsterartigen Erhebung des Endes der Ambulacralrinne, deren aus langen Cylinderzellen bestehende Epithelschichte hier von besonderer Mächtigkeit ist. Die stäbchenförmigen Zellen führen Pigment. An einzelnen Stellen des »Augenpolsters« liegen die Augen. Ein trichterförmiger Hohlraum von der Cuticula überkleidet, zeigt seine Wandung von Stäbchenzellen begrenzt, die von der Umgebung her gegen den Trichter sich zusammenneigen, so dass ihr Ende die Trichterwand bildet. Von dem pigmentirten Theile der Zellen springt ein heller Körper ins Innere des Trichters vor, so dass der Raum des letzteren zum grossen Theile durch diese Gebilde erfüllt wird. Da dieser Apparat der terminalen Ganglienanschwellung der Radialnerven aufliegt, und die Zellen feine Ausläufer gegen dieses Ganglion senden, wird hier ein Zusammenhang beider anzunehmen sein (Asteracanthion rubens). Jedes aus einem Complexe von Zellen bestehende Auge erscheint somit als eine Differenzirung der Epithelschichte, und reiht sich damit den Sehorganen anderer Wirbellosen an.

Darmcanal.

§ 171.

Das bei den ausgebildeten Echinodermen sehr verschiedenartige Verhalten des Nahrungscanals besitzt im primitiven Darmrohr der Larvenform eine einfachere für alle Echinodermen übereinstimmende Vor-

bildung. Dass jene, deren Entwickelung zusammengezogen ohne den typischen Larvenzustand verläuft, nicht hieher gezählt werden können, wird begreiflich sein.

Die erste Anlage des Darmes erfolgt als eine Wucherung der den Körper der jungen Larve überziehenden Zellschichte. Daraus geht ein in den Körper eingesenkter Blindschlauch hervor, dessen Wand das Entoderm bildet, während die äussere Zellschichte das Ectoderm repräsentirt. Der Organismus entspricht einer Gastrula. Die Eingangsöffnung in die Darmanlage wird als Urmund aufgefasst. Bald wächst gegen das blinde Darmende von einer anderen Seite des Körpers her eine zweite Einbuchtung aus, die sich mit dem Darme vereinigt, hohl wird, und so mit dem erstgebildeten Stücke ein Continuum bildet. Die letztgebildete Abtheilung stellt den Mund und den damit zusammenhängenden Oesophagus vor, die erstgebildete den Mittel- und Enddarm. Der spätere After und der damit verbundene Darmtheil wäre somit das vom gesammten Darme zuerst Gebildete.

Der Larvendarm setzt sich aus drei Abschnitten zusammen. (Vergl. Fig. 94 *A B.*) Eine weite Mundöffnung führt in eine in der Längenaxe des Körpers liegende contractile Röhre, den Vorderdarm (Schlund, Oesophagus). Darauf folgt ein weiterer Theil, der Mitteldarm (Magen), der sich in ein engeres, retortenförmig gekrümmtes Rohr auszieht, welches als Enddarm sich zum After begibt. Diese drei Abschnitte entsprechen genau der primitiven Gliederung des Darmes, die bei fast allen Würmern unterscheidbar ist. Mund und After liegen anfänglich auf verschiedenen Flächen des Larvenkörpers. Mit der Differenzirung der Körperform, besonders durch Ausbildung der Wimperschnur, kommen sie scheinbar auf eine und dieselbe Fläche, die sogenannte Vorderseite, zu liegen. Es ist jedoch leicht ersichtlich, dass die Wimperschnur zwei Körperflächen deutlich trennt: eine beschränktere Mundfläche, und eine ausgedehntere, gegen erstere umgeschlagene Afterfläche.

Noch bevor der Darm durch die Verbindung mit dem Vorderdarm sich vervollständigt hat, geht an ihm die Abschnürung eines Theiles vor sich, der eine geschlossene Blase vorstellt. Von dieser lösen sich wieder zwei Abschnitte ab, oder es bilden sich von der Seite des Darmblindschlauches zwei neue Blasen. Vom Darm differenziren sich somit dreierlei Gebilde. Zwei paarige Blasen, die sich zur Seite des Darmes legen, repräsentiren die Anlage des Cöloms, eine andere Blase gewinnt durch Verbindung mit dem dorsalen Ectoderm daselbst eine Mündung, und bildet die Anlage des Wassergefässsystems. Dieser Apparat wie die Auskleidung der Leibeshöhle, nimmt also seine Entstehung vom Darme, und zwar von dem, wenn auch zuerst auftretenden, doch zweifellos hinteren Abschnitte, der von dem späteren After her zuerst entstand. Dieses Verhalten kann so gedeutet werden, dass im Wassergefässsystem wie in dem Cölom (die beide ja in Zusammenhang stehen) Einrichtungen vorliegen, welche phylogenetisch mit dem letzten Darmabschnitte in Verbindung stehen, diese

Darmstrecke wäre dann nicht einem Gastruladarme homolog, sondern entspräche gleich von vorne herein einem Enddarme, dessen frühe Entstehung durch die Complication der aus ihm sich sondernden Organe verständlich wird. Diese werden die dem Organismus nöthigeren sein. Ich sehe also in der zuerst gebildeten Darmanlage keinen Gasträadarm und in dessen Mündung keinen Urmund, sondern nichts anderes als den Enddarm und den After. Der aus dem Enddarme entstehende mittlere Darmabschnitt muss morphologisch dem ersteren zugerechnet werden. Die Differenzirung der vorerwähnten Organe aus dem Enddarm verweist auf Zustände, in denen dem Enddarme Organe verbunden waren wie sie etwa bei manchen Gephyreen bestehen. Ein directer Nachweis über solche in die Echinodermen übergegangenen Gebilde ist für jetzt noch unmöglich, und man thut besser, in jenen merkwürdigen Vorgängen noch ein der Lösung harrendes Problem zu sehen.

Bei der Bildung des Echinodermenleibes in der Larve und theilweise aus ihr, geht der Larvendarm nicht vollständig in ersteren über. Das entstehende Perisom umwächst zunächst dessen Mittelstück, und nimmt bei den Seesternen nur dieses und den Enddarm in sich auf. Bei den Seeigeln scheint auch der After neu gebildet zu werden. Am vollständigsten geht die Darmanlage bei den Holothurien in den ausgebildeten Zustand über.

Der ausgebildete Darm liegt später in einer oft weiten Leibeshöhle und ergibt in seiner Differenzirung verschiedene, im Allgemeinen an das Verhalten des Perisoms sich anschliessende Befunde. Der Mund erhält sich in der Regel in Mitte der ventralen Körperfläche.

§ 172.

Bei den Seesternen besitzt die Mundöffnung eine radiäre Gestalt, indem interradiale Vorsprünge gegen sie einragen: harte, vom Perisom gebildete Papillen und Stacheln, die als Kauwerkzeuge fungiren. Sie

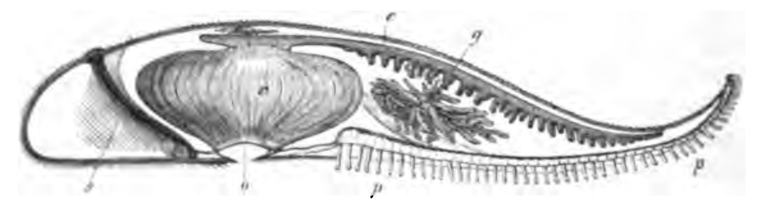


Fig. 107. Durchschnitt durch Arm und Scheibe von Solaster endeca. Einerseits radial, andererseits interradial dargestellt. *o* Mund. *i* Magenhöhle. *c* radialer Blinddarm. *g* Genitaldrüse. *m* Madreporenplatte. *s* Steincanal mit dem sogenannten Herzen. *p* Ambulacralfüsschen. Nach G. O. Sars.

sind besonders bei den Ophiuren, meist in mehreren übereinander liegenden Reihen ausgebildet (Fig. 102 *d*). Das Hautskelet liefert also hier die Organe zur Zerkleinerung der Nahrung. Vom Munde beginnt eine kurze weite Speiseröhre, die sich in einen die Mitte des Körpers einnehmenden

weiten Mitteldarm (Magen) fortsetzt. Ein blind geschlossener Sack bleibt der Magen bei den Ophiuren und manchen Asteriden (Astropecten, Luidia), auch bei Brisinga. Doch zeigt er bei Allen Ausbuchtungen, oder blindsackartige Anhänge, die bei den Ophiuren durch radiäre Einschnürungen angedeutet sind. Die Magenblindsäcke der Seesterne erstrecken sich jenseits des Magens entspringend paarweise in die Arme, als dünnwandige dicht mit seitlichen Anhängen besetzte Schläuche (Fig. 107. *c*. 108. *h*), die in der Regel vor der Einmündung in den Magen paarweise zu einem Canale vereinigt sind. Diese Strecke repräsentirt einen unpaaren Abschnitt des jedem Antimer (Arm) des Seesternes zukommenden Darmantheiles, von dem die Blindschläuche den paarigen Abschnitt vorstellen. Getrennt entspringen diese vom Magen bei Astropecten aurantiacus. Der jedem Arm zukommende unpaare Abschnitt ist also hier verschwunden, und damit auch die Beziehung zu einem primitiven Zustande. Bei der Mehrzahl der Asteriden setzt sich aus dem Magen der kurze Enddarm zum After fort, der auf der Dorsalfläche sich findet.

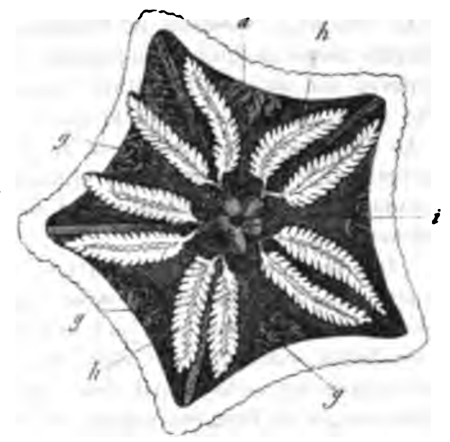


Fig. 108. Asteriscus verruculatus, von der Dorsalfläche geöffnet. *a* After. *i* Rosettenförmig erweiterter Darm (Magen). *h* Schlauchförmige Radialanhänge des Darms. *g* Genitaldrüsen.

Eine Modification besitzt das Darmrohr der Crinoïden (Comatula), welches eine Spiraltour beschreibt und mit seinem engeren kurzen Endstücke in die in der Nähe des Mundes interradial gelagerte, röhrenförmig vorragende Afteröffnung übergeht. Dieses durch die Windung scheinbar sehr abweichende Verhalten wiederholt das bei jungen Seesternen gegebene. Die Windung des Darmrohrs ist hier zum bleibenden Zustande ausgebildet, während bei den Asteriden sie nur während der Entwickelung des Echinoderms vorübergehend bestand.

Radiär verlaufende Fasern befestigen den Darm an die Körperwand. Eine besondere Verbindung mit derselben Körperwand besitzen die radialen Blinddärme der Seesterne durch eine längs jedes derselben sich hinziehende Peritonealfalte.

§ 173.

Bei den Echinoïden ist die Mundöffnung gleichfalls mit Kauwerkzeugen ausgestattet, die aber entfernter von der Oberfläche in die Leibeshöhle eingelagert sind. Sie stellen dort einen bei Clypeastriden aus fünf Paar dreieckigen Kalkstücken gebildeten, bei den Echinothuriden,

Cidariden und Echiniden viel complicirteren Apparat vor. Fünf gegen einander gerichtete Stücke tragen eine zahnartige Spitze und sind mit andern Stücken zu einem als »Laterne des Aristoteles« bezeichneten Complexe vereinigt, welchen der Oesophagus durchsetzt. Das Darmrohr beschreibt immer mehrere Windungen. Der engere Munddarm geht in einen weiteren den längsten Darmtheil vorstellenden Abschnitt über. Er besitzt bald wenig deutliche Ausbuchtungen (Echiniden), bald wirkliche Blindsäcke (Clypeastriden), welche in die von den Stützpfeilern der Kalkschale abgegrenzten Leibeshohlräume einragen (Laganum). Längs des ganzen gewundenen Darmes verlaufen bei den Seeigeln »Mesenterialfasern« zur Leibeswand.

Das Darmrohr der Holothurien, den Körper an Länge übertreffend, bildet eine Doppelschlinge, während es bei den Synapten (mit Ausnahme der Chirodoten) sich mit vielen Ausbuchtungen gerade durch die Leibeshöhle erstreckt. Als eine besondere Differenzirung ist ein auf den Oesophagus folgender muskulöser Darmabschnitt zu beachten, der als Muskelmagen zu fungiren scheint (Synapten). Angedeutet ist dieses Verhalten auch bei den Seesternen, insofern deren Oesophagus eine stärkere Muskelwand als der übrige Darm besitzt. Dem Magen der Seesterne entspräche somit bei den Holothurien der hinter dem muskulösen Abschnitte gelegene Darm. Das Darmende geht bei den Holothurien in eine Erweiterung über, die, obwohl als Cloake bezeichnet, doch nur dem Enddarme der Asteriden entspricht, und zwei oder mehrere baumartig verzweigte Organe aufnimmt.

Eine siebförmig durchbrochene Lamelle befestigt den Darm an die Leibeswand. Einfacher ist dieses Mesenterium bei den Synapten mit geradem Darmcanale, während es sich bei Chirodota nach den Strecken der Darmschlinge in drei, je einem interradialen Abschnitt der Leibeswand zukommende Theile gesondert hat.

Anhangsorgane des Darmcanals.

§ 174.

Als vom primitiven Darm gesonderte Gebilde könnten die schon oben aufgeführten radialen Blindschläuche der Seesterne gelten, wenn dieselben nicht in phylogenetischer Hinsicht anders zu beurtheilen wären. Ich rechne daher bei den Seesternen nur andere, interradiale Blindschläuche hieher, die in sehr verschiedener Ausbildung vorkommen. Bei den afterlosen Seesternen fehlen sie, oder sind auf 2 reducirt (Astropecten), dagegen sind sie bei den anderen oft sehr ansehnlich ausgebildet. Archaster zeigt fünf gegen das Ende zu sogar getheilte Blindsäcke, und bei Culcita ist die Theilung noch weiter vorgeschritten, so dass jeder Ast einen traubig gelappten Schlauch vorstellt. Dadurch erscheinen diese Anhänge in der Gestalt von Drüsen, und gewinnen einen Zusammenhang mit einer bei Holothuriden verbreiteten Einrichtung.

Diese wird mit dem als »Cloake« bezeichneten Endabschnitte des Darmcanals in Verbindung getroffen, und besteht in der Regel aus zwei auf einer kurzen Strecke verzweigten Hauptstämmen, die sich durch die ganze Länge der Leibeshöhle nach vorn erstrecken (Fig. 109. *r*) und mit zahlreichen ramificirten Blindschläuchen besetzt sind. Wenn auch die Function dieser früher als »Lungen« bezeichneten und als innere Athemorgane gedeuteten Organe von der der interradialen Blindschläuche des Seesterndarmes verschieden ist, so kommen sie doch wohl morphologisch diesen gleich und erscheinen als eine Weiterentwickelung der bei den Asterien meist einfacheren Schläuche.

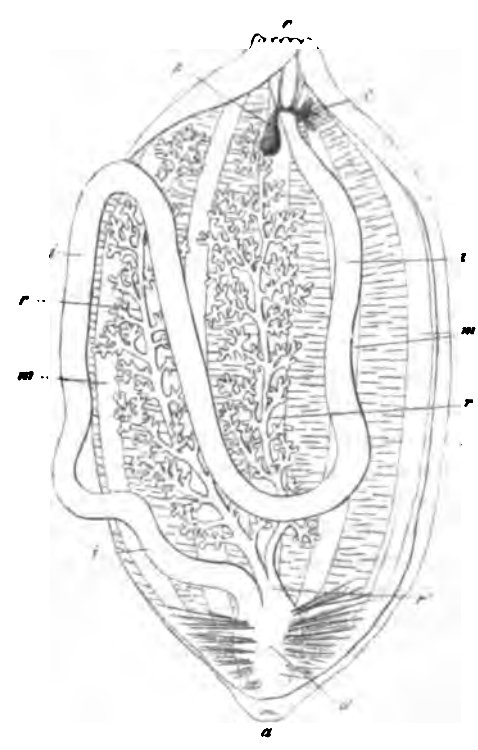


Fig. 109. Darmcanal und baumförmige Organe einer Holothurie. *o* Mund. *i* Darmrohr. *d* Cloake. *a* After. *c* Verästelter Steincanal. *p* Poli'sche Blase. *r r* Baumförmige Organe. *r'* Vereinigung derselben an der Einmündestelle in die Cloake. *m* Längsmuskulatur des Körpers.

Die Function dieser Organe ist keineswegs sicher gestellt. Ihrer Auffassung stellt sich die Thatsache entgegen, dass nur eines derselben Zusammenhang mit dem Blutgefässnetz erkennen liess, indess das andere nur an die Körperwand befestigt in die Leibeshöhle ragt. Immerhin jedoch ist die Thatsache, dass von diesen Organen Wasser aufgenommen und vorzüglich unter Beihülfe der stark muskulösen Wand des Enddarms wieder ausgestossen wird, von Wichtigkeit.

Bei einigen Apodia (Molpadia borealis) sind diese Organe nur streckenweise mit verästelten Blindschläuchen besetzt, während bei anderen wieder eine Vermehrung vorkommt. So ist bei M. chilensis nicht nur einer der Bäume getheilt, sondern der Enddarm trägt auch noch eine Anzahl kleinerer Bäumchen. Fünffach getheilt ist das Organ bei einigen Lisarmatiden. Einfacher erscheinen sie bei Echinocucumis (E. typicus), wo sie lange, dünne, nur mit einem kurzen Aste versehene Schläuche vorstellen.

Den Synapten fehlen die baumartigen Organe der Holothurien, dagegen findet sich eine bis jetzt nur sehr unvollständig erkannte Einrichtung in Canälen, welche längs der Mesenterialinsertion vorhanden sind,

und mit trichterförmigen, bewimperten Mündungen in die Leibeshöhle sich öffnen (Chirodata pellucida).

Ausser den baumartigen Organen kommen dem Enddarme mancher Holothurien noch drüsenähnliche Gebilde, die Cuvier'schen Organe, zu. Sie erscheinen bald als blinddarmförmige, unverzweigte Röhren, die einzeln oder in reichen Büscheln inserirt sind (Bohadschia u. a.), bald als acinöse Bildungen (Molpadia), endlich fadenförmige Canäle, die wirtelartig mit gelappten Drüsenbüscheln besetzt sind (Pentacta und Muelleria). Ihr Secret scheint eine, feine klebrige Fäden bildende Substanz zu sein, die vielleicht zur Vertheidigung dient.

Leibeshöhle.

§ 175.

Die Entstehung des Cöloms durch eine von der ersten Darmanlage her erfolgende Abschnürung eines blasenförmigen Gebildes (S. 225) lässt diesen Raum von anderer Bedeutung erscheinen, als bei den übrigen Abtheilungen, in denen bei der Cölombildung eine Darmanlage nicht betheiligt ist. Die Tragweite jener Thatsache ist bis jetzt noch nicht zu überblicken. Es darf aber wohl daran gedacht werden, dass das auf gleiche Weise entstehende Wassergefässsystem mit dem Cölom einen ursprünglich zusammengehörigen Apparat bildete, der mit dem Enddarme in Verbindung stand.

Die beiden vom Darme abgeschnürten Cölomschläuche gewinnen allmählich an Umfang und lassen, theils an den Darm, theils an die Körperwand sich anlegend, den mehr oder minder geräumigen Leibeshohlraum hervorgehen. Die von dem Perisom zum Darm verlaufenden Mesenterialfäden oder Bänder sind auf Reste der Wandung jener primitiven Gebilde zurückzuführen.

Mit der Ausprägung des radiären Echinodermenkörpers ist das Cölom nach den Radien vertheilt. So erstreckt es sich bei den Asteriden und bei Brisinga durch die Arme. Aehnlich auch bei den Crinoïden, aber hier in Gestalt engerer Canäle. Solcher sind an jedem Arme drei unterscheidbar, die wieder mit besonderen Abschnitten des Kelch-Cöloms zusammenhängen. Letzteres ist nämlich durch Bindegewebszüge, die hie und da membranartige Strecken darstellen, in mehrfache Abschnitte gesondert, die an bestimmten Stellen unter sich communiciren, an anderen in jene Canäle übergehen. Einheitlicher wird die Leibeshöhle mit der grösseren Concentrirung des Organismus bei Echinoïden und Holothurien. Bei ersteren erinnern jedoch die Mesenterialfäden, oder noch mehr die verkalkenden Pfeiler und Säulen, welche die Leibeshöhle der Clypeastriden durchsetzen, an Scheidungen in einzelne Abschnitte, wie denn auch bei den Holothurien manche solcher Räume des Cöloms gesondert sind. Ein Wimperbesatz ist an parietalen wie an visceralen Strecken des Cöloms bei Asteriden und Echiniden, aber auch bei Holothurien nachgewiesen.

Als Inhalt der Leibeshöhle erscheint eine mit dem Blute übereinstimmende Flüssigkeit, so dass wir hier einen Abschnitt der Blutbahn zu suchen haben. Auch Communicationen nach aussen sind in einzelnen Fällen sicher erkannt (Crinoiden), ebenso wie mit dem Wassergefässsysteme (Crinoiden, Holothurien). Die ersterwähnten Communicationen bestehen in zahlreichen das ventrale Perisom an den Interradien durchsetzenden Canälchen, die mit den sogenannten Kelchporen ausmünden.

Gefässsystem.

Blutgefässe.

§ 176.

Die ernährende Flüssigkeit besteht bei den Echinodermen aus einem klaren oder leicht opalisirenden, seltener getrübten oder auch gefärbten Fluidum, welches höchst wahrscheinlich mit von aussen eingeführtem Wasser vermischt ist. In dieser Flüssigkeit enthaltene Formelemente sind einfache Zellen.

Als Blutbahn dient erstlich ein besonderes Canalsystem, dann aber auch das Cölom, welches wahrscheinlich mit einem dritten Hohlraumsystem, dem Systeme der sogenannten Wassergefässe, in Zusammenhang steht. Der noch wenig sichergestellte Befund dieser Gefässsysteme, namentlich in Bezug auf deren wechselseitige Beziehungen und Zusammenhänge, gestattet noch keine übersichtliche, alle Abtheilungen verknüpfende Darstellung, wenn auch die neuere Zeit anerkennenswerthe Fortschritte in der Kenntniss dieses Theiles der Echinodermen-Anatomie aufzuweisen hat. Dass aber ein Zusammenhang in der That besteht, dürfte aus der Gleichartigkeit der Constructionen jener Canäle und Räume hervorgehen.

Als eine allgemeine Einrichtung kann wohl der Anschluss der Blutgefässbahn an die Nervenbahn gelten. Den radialen Nervenstämmen folgt ein Blutgefässstamm und setzt sich in einen den Mund umgebenden Ringcanal fort. Der radiale Gefässstamm entspricht dem Bauchgefässe der Würmer, welches eine ähnliche Beziehung zum Bauchmarke aufweist. Bei den Asteriden führten ältere Angaben einen vom Mundring neben dem Steincanal (s. u.) emporsteigenden Schlauch als Herz auf, welchem Organe indess diese Bedeutung nicht gelassen werden kann. Dasselbe gilt für ein gleiches den Echinoïden zukommendes Gebilde. Wir werden also für jetzt noch von einem Herzen als Centralapparat des Blutgefässsystems abzusehen haben. Einen zweiten Abschnitt des Blutgefässsystems bilden die Darmgefässe.

Die radialen Blutgefässstämme halten die Nerven bei den Echinoïden umschlossen, bei Crinoïden und Holothurien liegen sie nach innen vom Nervenstamme, womit auch Seesterne und Ophiuren übereinstimmen. Das den Mund umziehende Ringgefäss ist bei Asteriden und Crinoïden in demselben Verhalten zur Nervenbahn, unter den Echinoïden bei den Spatangen, wo es zu einem weiten Sinus sich gestaltet, indess bei Echinus

ein Blutgefässring weiter vom Munde, über dem Kauapparat den Schlund umziehend, beschrieben wird. Es ist wahrscheinlich, dass diese Entfernung vom Nervenring durch die Entfaltung des Kauapparates entstand. Die Holothurien besitzen den adoralen Blutgefässring mit dem Nervenring verbunden, aber nach innen von ihm, dem Munde zugekehrt. Er kann auch in ein Geflechte aufgelöst sein. Bezüglich eines bei Asteriden und Echiniden bestehenden aboralen Gefässringes, so scheint diesem schon durch seine Beschränkung auf einige Abtheilungen ein geringerer morphologischer Werth zuzukommen. Ausser Gefässen aus dem Perisom treten in ihn Gefässe ein, welche die Geschlechtsdrüsen umspinnen, und daselbst weite, sinusartige Räume bilden. Auch bei Comatula setzt sich ein Gefäss als Hülle um die Genitalstränge in Arme und Pinnulae fort. Den Gefässen des Darmcanals kommt bei Asteroïden und Crinoïden keine Selbständigkeit zu. Bei Comatula bilden sie ein weitmaschiges Netzwerk im Cölom, welches mit dem oralen Gefässringe in Zusammenhang steht. Aus diesem Netze erstreckt sich ein Gefässbündel in der Axe des Kelches zum Centodorsale, ein eigenthümliches in fünf Kammern erweitertes Organ bildend, dessen Bedeutung unaufgeklärt ist.

Bei Echinoïden und Holothuroïden erscheinen die Darmgefässe selbständiger. Ein Dorsal- und ein Ventralgefäss sind unterscheidbar, beide entsprechen in gleichen Verhältnissen sich findenden Gefässen von Würmern. (Vergl. S. 179.) Das dorsale Gefäss ist bei Echinus doppelt vorhanden, indem ausser dem dicht am Darme verlaufenden noch eines entfernter davon liegt und an ersteres wie an den Darm Zweige abgibt. Bei Spatangen ist eine Communication des ventralen Gefässes mit dem Wassergefässring beobachtet. Die Darmgefässstämme der Holothurien zeigen nach der Mitte ihres Verlaufes Erweiterungen, und das dorsale Gefäss geht in eine Wundernetzbildung ein.

Wassergefässe.

§ 177.

Bei der Darstellung der Ambulacra (§ 160) ist eines »Wassergefässsystems« gedacht worden, welches von aussen her Wasser aufnimmt, und dasselbe den ambulacralen Gebilden zuleitet, um sie in den Zustand der Erection zu versetzen. Ausser den bei der Locomotion betheiligten Gebilden werden von diesem Canalsystem noch andere Organe geschwellt, die wir oben als Modificationen der Ambulacralfüsschen deuteten. Dass dieses Canalsystem einen Theil der blutführenden Bahn ausmache, ward bereits als wahrscheinlich dargestellt. An mehreren Stellen sind Communicationen erwiesen. Auch in dem Leibes-Cölom bestehen in einzelnen Fällen sicher beobachtete Mündungen. Inwieweit jedoch diese Bahnen vielleicht aus mehreren Apparaten sich bildeten, bedarf noch der Feststellung. Jedenfalls ist eine selbständige Betrachtung des Wassergefässsystems für jetzt noch erlaubt, zumal ihm durch die Entwickelung

eine solche Stelle gesichert ist, und ein ihm zugehöriger bedeutsamer Theil (Steincanal etc.) als ein dem Circulationsapparat ursprünglich völlig fremdes Gebilde erscheint.

In den Larven der Echinodermen entsteht das Wassergefässsystem durch eine Sonderung aus der ersten Darmanlage und bildet, sich davon abschnürend, einen glashellen, an seiner Innenfläche wimpernden Schlauch, der auf dem Rücken der Larve sich mit dem Integument verbindet und hier eine Ausmündung gewinnt. In diesem Zustande hat das Organ grosse Aehnlichkeit mit dem Excretionsorgane mancher Wurmlarven (Sipunculiden), und lässt auch von dieser Seite her die Sonderung des Wassergefässsystems aus einem ursprünglich excretorischen Apparate nicht unwahrscheinlich erscheinen.

Mit der Anlage des Echinoderms (Fig. 110. *A*) wird der Schlauch allmählich vom Perisom umwachsen, und ändert dann seine Form, indem er in eine fünfstrahlige Rosette (*i*) sich umformt. Durch allmähliche Lagerungsveränderungen kommt dieser, immer noch mit dem Rückenporus nach aussen mündende Abschnitt auf die ventrale Fläche des Echinoderms zu liegen, und nun entwickelt sich jedes Blatt der Rosette in einen gestreckten, mit seitlichen Ausstülpungen besetzten Canal, der einem Fiederblatte gleicht und die Anlage des auf ein Ambulacrum treffenden Wassergefäss-Abschnittes vorstellt. Bei den Holothurien bildet die gleiche rosettenförmige Anlage die Mundtentakel, deren Beziehung zum Ambulacralsystem dadurch unzweifelhaft wird (§ 162). Die ferneren wichtigen Vorgänge betreffen den centralen Theil der Rosette, an welchem die Canäle der fünf Blätter zusammenmünden. Dieser wandelt sich in einen Ringcanal um, der auch ferner als Centraltheil des Apparates fortbesteht, indess die in den Blättern der Rosette angelegten Canäle radiär auswachsen, und sich unter Vermehrung ihrer Seitenäste über die gleichfalls grösser werdenden Ambulacren erstrecken.



Fig. 110. Asterienlarve (Bipinnaria) mit knospendem Echinoderm. *e e' d' g g'* Fortsätze des Körpers. *b* Mund. *o* After der Larve. *A* Anlage des Echinoderms. *h* Wimpernder Schlauch. *i* Ambulacralrosette (Anlage der Wassergefässe). (Nach J. Müller.)

Von diesen während der Entwickelung des Echinodermenkörpers sich bildenden Einrichtungen lassen sich die Zustände des Erwachsenen unmittelbar ableiten. Aus dem primitiven Schlauche hat sich ein verzweigter Gefässapparat (Fig. 161) entwickelt, dessen Enden mit den Saugfüsschen (*p*) und anderen ähnlichen Fortsätzen in directer Verbindung stehen. Die radialen Hauptstämme dieses Systems communiciren

mit einander durch den Ringcanal (*c*), und dieser selbst wieder steht mit dem umgebenden Medium in Verbindung. Eine Verbindung des den Mund umgebenden Wassergefässringes mit einem Darmgefässe ist oben für Spatangus erwähnt worden, so dass bei der Gleichartigkeit des Inhaltes von beiderlei Canalsystemen nicht blos deren Communicationen, sondern auch deren Zusammengehörigkeit sehr wahrscheinlich ist.

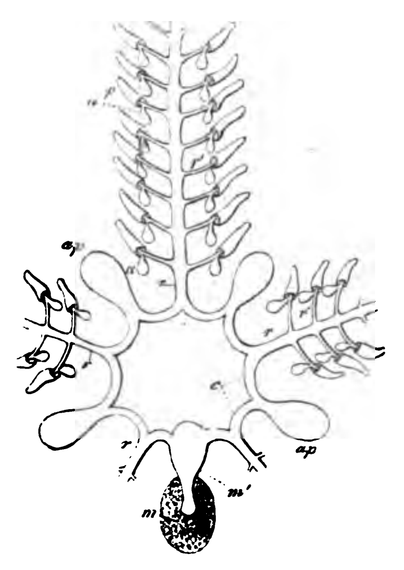


Fig. 111. Schematische Darstellung des Wassergefässsystems eines Seesternes. *c* Ringcanal. *ap* Poli'sche Blasen. *m* Madreporenplatte. *m'* Steincanal. *r* Radiär angeordnete Hauptstämme (Ambulacralcanäle). *r'* Seitliche Verzweigungen. *p* Saugfüsschen. *a* Ampullen derselben. (Die Ambulacralcanäle mit ihren Anhängen sind nur zum Theil gezeichnet.)

Anders verhält es sich mit der Verbindung nach aussen, die auf verschiedene Weise zu Stande kommt. Bei Differenzirung des Echinoderms in der Larve bleibt jener Theil der Anlage des Wassergefässsystems, der vom Echinodermenkörper aufgenommen wird, an einer Stelle mit dem Perisom in Verbindung und dort entwickelt sich eine poröse Kalkplatte — die Madreporenplatte (*m*), welche mit dem Lumen des verbindenden Canalabschnittes in Communication steht. Der von der Madreporenplatte zum Ringcanale führende Gang (*m'*), gleichfalls ein Stück des primitiven Wassergefässsystems, besitzt in seinen, ein complicirtes Hohlraumsystem bildenden Wandungen in der Regel kalkige Einlagerungen und wird demgemäss als Steincanal bezeichnet. Durch die siebförmig durchbrochene Madreporenplatte wird Wasser in den Steincanal, von da in das Ringgefäss eingeführt. Auch mit der Leibeshöhle werden von da aus Verbindungen angegeben.

Der dem Steincanal entsprechende Abschnitt verbindet sich nicht in allen Fällen mit dem Perisom. Bei den Holothurien löst sich die Verbindung nahe am Rückenporus der Larve; letzterer schwindet, und der Steincanal hängt frei in die Leibeshöhle, und nimmt von hier aus, durch einen sehr complicirten porösen Endapparat, Wasser auf.

Diesen Grundzügen der Einrichtung des Wassergefässsystems müssen noch Complicationen beigefügt werden, die durch contractile Ausstülpungen der Wassercanäle gegen die Leibeshöhle zu entstehen. Diese sind mehrfacher Art, und zwar grössere birnförmige Blasen (*ap*) am Ringcanale (Poli'sche Blasen), dann an dem Uebergange der Ambulacralcanäle in die Saugfüsschen kleine, immer in die Leibeshöhle ragende Ampullen (*a*), die als Erweiterungen oder Ausstülpungen der Ambulacralcanaläste genommen werden können. Sie besitzen einen cavernösen Bau. Beiderlei

Gebilde dienen als Behälter für das in den Canälen strömende Fluidum, und sind aus Anpassung an die Function dieses Gefässsystems ableitbar, derart, dass bei einer Einziehung der Saugfüsschen immer deren Ampullen sich füllen, sowie bei einer Ausstreckung derselben zunächst der Inhalt der Ampullen sie schwellt. Was die Ampullen für die einzelnen Saugfüsschen sind, leisten die Poli'schen Blasen des Ringcanals für das gesammte Canalsystem, so dass hierdurch eine viel rascher erfolgende Action der Ambulacralgebilde, sei es Schwellung oder Retraction, möglich ist, als wenn das zur Erection jedes einzelnen Füsschens nothwendige Flüssigkeitsquantum bei jeder Ausdehnung erst von aussen her durch den Steincanal oder die Madreporenplatte eingenommen werden müsste. — Diese Thätigkeit der Ampullen der Saugfüsschen und der Poli'schen Blasen des Ringcanals besorgt die Contractilität ihrer Wandungen, in denen eine Muskelschicht nachgewiesen ist. Auch Muskelfasern, welche die Canäle hin und wieder durchziehen, können die Vertheilung der Flüssigkeit reguliren. Ausserdem sorgt ein im Wassergefässsystem verbreitetes Flimmerepithel für die Vertheilung und den steten Wechsel des Wassers, und dient damit gewiss auch der respiratorischen Function.

§ 178.

Das vorhin im Allgemeinen Auseinandergesetzte hat am vollständigsten seine Geltung für die Seesterne. Bei diesen inserirt sich der Steincanal immer an einer Madreporenplatte, die in der Regel auf der Dorsalseite in einem Interradius des Körpers liegt. Auch eine Mehrzahl von Madreporenplatten (2—5) sowie eine dem entsprechende Vermehrung des Steincanals, kommt in einzelnen Fällen vor, doch wechselt dies Verhältniss selbst bei den Arten einzelner Gattungen. Es wird als das ursprünglichere anzusehen sein; deshalb wäre es wichtig, auch für diese Befunde die ersten Anlagen zu kennen. — Der Steincanal verläuft immer in der Nähe des herzartigen Schlauches. Die Kalkablagerungen bilden an ihm ein feines Netzwerk, und sind von denen des Perisoms nicht verschieden. Sie sind ringweise angeordnet, im Innern treten Längsleisten vor, von denen verzweigte oder eingerollte, ebenfalls verkalkte Lamellen entspringen.



Fig. 112. Querschnitt durch den Steincanal von *Astropecten aurantiacus*. Nach R. Teuscher.

Zwischen diesen ziehen sich die Hohlräume hin, welche an den feinen Oeffnungen der Madreporenplatte beginnen. Die Ambulacralcanäle (Fig. 100. *A. a*) laufen über dem Skelete der Arme in die Ambulacralfurche eingesenkt, und senden hier ihre Aeste an die zwischen den seitlichen Fortsätzen der Gliedstücke des Ambulacralskelets entspringenden Füss-

chen, während die Ampullen der letzteren durch die Spalten zwischen den Gliedstücken hindurchdringen und so ins Innere des Armes zu liegen kommen (*ap*). An der Verbindung der Ampullen mit den Ambulacralfüsschen liegen Klappventile, welche bei Contraction der Ampullen sich schliessen (Asteracanthion rubens). Die Anzahl der Poli'schen Blasen variirt, zuweilen sind sie vermehrt, bilden traubige Büschel (Astropecten aurantiacus) oder fehlen gänzlich.

Bei den Ophiuren inserirt sich der Steincanal an einem der den Mund umgebenden Plattenstücke, welches jedoch nicht als Madreporenplatte gebaut ist, so dass der Steincanal nur Fluidum aus der Leibeshöhle aufnimmt. Am Ringcanale erweitert sich der Steincanal ampullenartig, und fügt sich einem interradialen Abschnitt ein. Poli'sche Blasen sind nicht constant vorhanden. Den Saugfüsschen fehlen die Ampullen.

Bei den Crinoïden verläuft der ambulacrale Wassergefässstamm unterhalb des radialen Blutgefässes und verzweigt sich in die Tentakel der Arme wie der Pinnulae (Fig. 115 *w*). Ein oraler Ringcanal vereinigt die radialen Stämme, und schickt kurze Canälchen mit offenen Mündungen in die Leibeshöhle ab. Sie vertreten den fehlenden Steincanal. Da auch Ampullen und Poli'sche Blasen fehlen, erscheint das Wassergefässsystem auf einer niederen Stufe als bei den anderen Abtheilungen.

Im Anschlusse an die Seesterne stehen die Echinoïden. Die Madreporenplatte liegt immer am aboralen Pole; entweder ist eine der Genitalplatten (Fig. 92 *m*), oder deren mehrere, oder es ist auch noch eine Intergenitalplatte zur Madreporenplatte umgewandelt, oder diese stellt eine besondere Platte vor (Clypeastriden). Der Steincanal erscheint bald weich (Echinus), bald mit festen Wandungen versehen (Cidaris). Der mit fünf Poli'schen Blasen (sie fehlen den Spatangen) versehene Ringcanal liegt bei den Seeigeln an der Basis des Kauapparates und sendet die Ambulacralcanäle abwärts, von wo sie dann an die Ambulacren ausstrahlen. An der Innenseite der Schale, einem jeden Ambulacralfelde entlang verlaufend, vertheilen sich die Aeste der Ambulacralcanäle an die Poren der Kalkplatten und versorgen, querliegende ampullenartige Erweiterungen (Fig. 116 *a* bildend, die hier entspringenden Saugfüsschen oder deren Aequivalente.

Durch die Loslösung des später als Steincanal fungirenden Verbindungsstückes vom Perisom der ins Echinoderm übergehenden Larve, wird bei den Holothuroïden ein von den übrigen Echinodermen abweichendes Verhalten erreicht. Die Wände des frei in die Leibeshöhle hängenden Steincanals sind bald weniger, bald mehr verkalkt und bilden im letzten Falle eine starre Kapsel. Gewöhnlich zeichnen die Verkalkungen die porösen Stellen des Canals aus, und wiederholen so die Bildung einer Madreporenplatte im Innern des Körpers. Bei Verästelungen des Steincanals tragen die Enden jedes Astes jene porösen Stücke, und so entstehen durch Vervielfältigung traubenförmige Gebilde, die einer Summe um den Steincanal gruppirter Madreporenplatten nur functionell gleichwerthig sind. Wie die Einrichtung der einzelnen Steincanäle verschieden ist, so

wechselt auch ihre Zahl. Häufig ist nur einer vorhanden, in anderen Fällen, vorzüglich bei Synapten, kommen deren zahlreiche vor, die am Umfange des Ringcanals vertheilt sind. Ebenso wechselt die Zahl der hier nicht fehlenden Poli'schen Blasen (Fig. 113. *p*), deren Holothuria und Molpadia eine, Synapta Beselii gegen 50, Cladolabes gegen 100 besitzt.

Die vom Ringcanal (*C*) abgehenden Canäle verlaufen innerhalb des Kalkringes (*R*) nach vorne, und treten sich verzweigend zu den Mundtentakeln (*T*), wo mit jedem eine den Ampullen der Saugfüsschen entsprechende blindsackartige Verlängerung in Verbindung steht. Diese ist ansehnlich bei den Holothurien, und liegt nach aussen vom Kalkring, nur wenig entwickelt ist sie bei den Synapten. Die radialen, zu den Ambulacren verlaufenden Stämme legen sich bei Holothuria in die Längsmuskelbündel, die dadurch in zwei Hälften getheilt werden. Bei Cucumaria sind sie nach aussen von diesen Muskeln angebracht. Die Vertheilung der Zweige dieser Gefässe geschieht wie sonst zu den Füsschen. Die Rückbildung der letzteren ist von einem Schwinden der zuführenden Gefässzweige begleitet, während die Hauptstämme auch bei den Apodia sich zu erhalten scheinen, da sie bei Synapta, wenn auch an Umfang geschmälert, beobachtet worden sind.

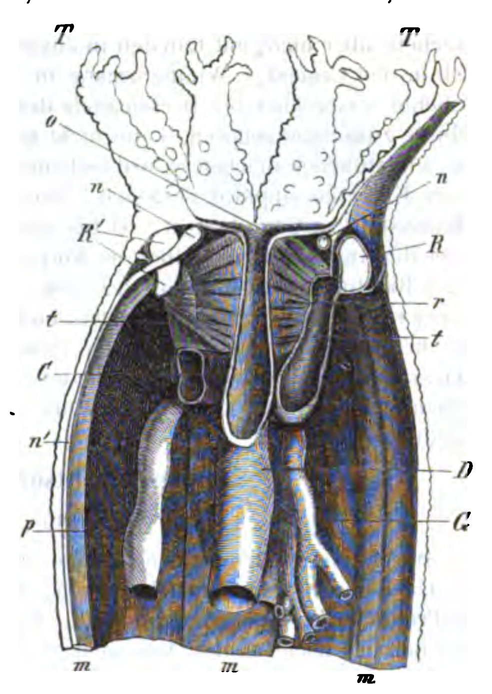


Fig. 113. Längendurchschnitt des vordern Körpertheils der Synapta digitata. *R R'* Kalkring. *r* Davon ausgehende Muskeln zum Schlunde. *o* Mundöffnung. *D* Darmrohr. *C* Ringcanal. *t* Canäle zu den Tentakeln T. *p* Poli'sche Blase. *n* Nervenring. *n'* Radialnervenstamm, den Kalkring *R'* durchsetzend. *m* Längsmuskelbänder. *G* Ausführgänge der Geschlechtsorgane. (Nach Baur.)

Excretionsorgane.

§ 179.

Die unter den Ringelwürmern verbreiteten Einrichtungen (Schleifencanäle) kommen bei den Echinodermen nicht mehr vor, dagegen bestehen einige Andeutungen, dass jene Organe, oder doch dem Typus derselben angehörige, unter den Echinodermen nicht völlig fremd sind. Bei Holothuroïden sind nämlich zwei an der Leibeswand verlaufende Canäle be-

obachtet, welche mit trichterförmigen in die Leibeshöhle sich öffnenden Organen besetzt sind (Chirodata pellucida). Auch bei Synapten bestehen Organe, welche den inneren Schleifencanalmündungen der Würmer entsprechen, aber nicht mit Canälen in Zusammenhang stehen. Endlich sind auch in den Crinoïden Wimperorgane in dem einer Fortsetzung der Leibeshöhle entsprechenden Dorsalcanale der Arme erkannt. Ob alle diese Gebilde zusammengehören, kann nicht sicher bestimmt werden, aber die erst aufgeführten machen es wahrscheinlich, dass hier Beziehungen zu einem Excretionsapparat vorliegen. Inwiefern ein solcher dem Wassergefässsystem zu Grunde liegt, ist bis jetzt nur zu vermuthen. Jedenfalls bietet die Anordnung desselben im Körper keinen Grund, Forschungen in dieser Richtung für resultatlos zu halten, denn die Gestaltung als ein im Körper reich verzweigtes Canalsystem bietet uns auch das Excretionsorgan mancher Mollusken (Nudibranchiaten), und die Communication des Wassergefässsystems nach aussen wie mit dem Blutgefässsystem (resp. der Leibeshöhle) kann eben kaum anders als auf einen excretorischen Apparat gedeutet werden.

Geschlechtsorgane.

§ 180.

Die bei den Würmern verbreitete ungeschlechtliche Vermehrung ist bei den Echinodermen zurückgetreten, nachdem der Thierstamm selbst das Product einer Sprossung vorstellt. Eine Andeutung dieser Zeugungsform hat sich noch bei den Asteriden in der Regeneration verloren gegangener Antimeren (Arme) fort erhalten.

Fast alle Echinodermen — nur einige sind ausgenommen — sind getrennten Geschlechtes und zeigen in der Anordnung der Organe eine Uebereinstimmung mit der radiären Körperform. Männliche und weibliche Organe zeigen dieselben einfacheren Formverhältnisse, und sind nur zur Zeit der Reife der Geschlechtsproducte leicht unterscheidbar, indem die Ovarien meist durch lebhaftere Färbung der Eier, gelb oder roth, vor den fast immer weiss erscheinenden Hodenschläuchen ausgezeichnet sind. Die Formelemente des Sperma sind ziemlich übereinstimmend fadenförmige mit einem Köpfchen versehene Gebilde. Der Bau der Apparate ist einfach, Complicationen der Ausführwege fehlen, und ebenso Begattungsorgane, so dass das umgebende Wasser bei der Befruchtung die Vermittelungsrolle spielt. Im Ganzen besteht eine grosse Uebereinstimmung mit den bei Würmern vorhandenen Bildungen.

In Zahl, Anordnung, wie auch im specielleren Verhalten der Organe bieten sich die niedersten Zustände bei den Asteroïden dar. Hoden oder Eierstöcke erscheinen als röhrenförmige oder gelappte Drüsenschläuche, welche bei einigen in zwei Reihen angeordnet eine der Metamerie der Arme angemessene Vertheilung zeigen (Ophidiaster, Archaster). Bei anderen treffen auf jeden Arm nur zwei Gruppen, die sich aber längs der ganzen Armcavität ausdehnen können (auch Brisinga schliesst sich hier

an), endlich erscheinen sie auf den Interradialraum beschränkt (Fig. 108. *g*). Die Vergleichung dieser Verhältnisse lehrt also eine allmähliche Reduction der Anzahl der Keimdrüsen kennen, die der bereits bei den Seesternen stattfindenden allmählichen Centralisation des Organismus entspricht. Bei den afterlosen Seesternen entbehren die Schläuche der Ausführöffnungen, und die Zeugungsstoffe werden in die Körperhöhle entleert. Auf welchem Wege sie nach aussen gelangen, ist noch unermittelt. Bei anderen Seesternen münden die Keimdrüsen auf besonderen, durch feine Oeffnungen ausgezeichneten Platten (Siebplatten, in den Interradien des Rückens nach aussen, oder sie zeigen einen einfachen Ausführgang mit einer spaltförmigen Oeffnung (Pteraster). Jedes Organ wird von einem Blutgefässsinus umschlossen, welcher die einzelnen Lappen und Läppchen einhüllt. Dahin gerathen auch die Zeugungsstoffe, die also nicht direct entleert werden.

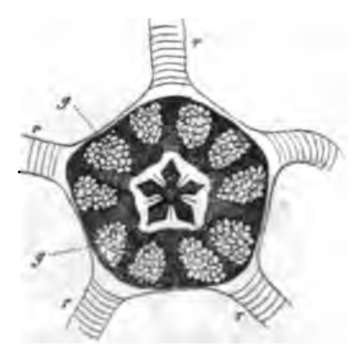


Fig. 114. Geschlechtsorgane einer Ophiure (Ophioderma longicauda). Rückenintegument und Verdauungsorgane sind entfernt. *r* Arme. *g* Ovarialtrauben.

Die Anordnung und der Bau der Geschlechtsorgane der Ophiuren ist jenen der Seesterne ähnlich. Hermaphroditische Zustände sollen vereinzelt vorkommen (Ophiura squamata). Die Geschlechtsdrüsen (Fig. 114. *g*), zu zweien in jedem Interradialraum, sind auf die Körperscheibe beschränkt, und scheinen ihre Producte in die Leibeshöhle zu entleeren, von wo sie wohl durch die an den Interradien der Bauchfläche befindlichen spaltartigen Oeffnungen (vergl. Fig. 102. *g*) nach aussen gelangen. Bei den lebendig gebärenden Ophiuren gibt sich in der Grösse dieser Spalten ein Anpassungszustand kund. Ein strangförmiges, auf jeden Arme vertheiltes und nach den Pinnulae sich verzweigendes Gebilde repräsentirt die Geschlechtsorgane bei Comatula. Dieser Genitalstrang wird wie die verzweigten Schläuche der Seesterne von der Blutbahn umschlossen. Er bleibt in den Armen steril, und entfaltet innerhalb der Pinnulae seine Producte, die von seiner Wand entstehen. Die Entleerung des Sperma findet durch vorgebildete Oeffnungen statt.

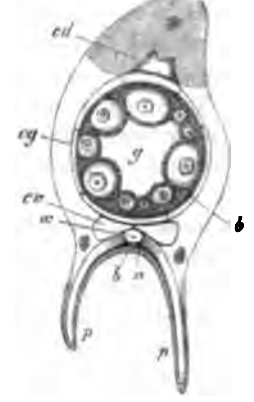


Fig. 115. Querschnitt durch die Pinnula einer geschlechtsreifen Comatula (Antedon Eschrichti). Dorsalfläche aufwärts, Ventralfläche abwärts gekehrt. *p* Tentakel. *g* Lumen des Genitalstranges. *w* Wassergefäss, nach den Seiten in die Tentakel verzweigt. *n* Nervenstrang. *b* Blutgefäss, letzterem aufgelagert. *cg* Canal um den Genitalstrang. *cd* Dorsaler, *cv* ventraler Canal. Alle drei mit dem Cölom des Kelches communicirend. Nach H. Ludwig.

§ 181.

Die bei Asteroïden jedem Radius paarig zukommenden Geschlechtsdrüsen sind bei den Echinoïden unpaare Gebilde geworden, womit eine fernere Centralisation ausgedrückt ist. Die Beziehung zum ursprünglichen Zustande ist nur noch aus der interradialen Vertheilung erkennbar, so dass jedes Organ aus zwei radialen entstanden gedacht werden kann. Sie stellen reich verästelte, meist weit in die Leibeshöhle auf die Interambulacralfelder vorragende Drüsen (Fig. 116. *g*) vor, die auf den Genitalplatten (Fig. 103. *g*) ausmünden. Eine der fünf für die Echiniden typischen Geschlechtsdrüsen verkümmert bei den Spatangen, dem entsprechend ist eine der Genitalplatten, die zugleich Madreporenplatte war, ausschliesslich zur Madreporenplatte umgebildet.

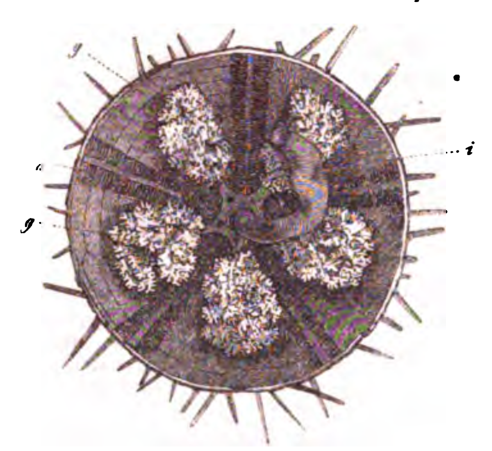


Fig. 116. Geschlechtsorgane eines Echinus. Etwas mehr als die ventrale Hälfte der Schale ist weggenommen. *a* Ampullen der Ambulacren. *i* Letztes Darmstück. *g* Ovarialtrauben.

Noch bedeutendere Reductionen bieten die Holothurien. Hoden oder Eierstock bilden Büschel reich verzweigter Röhren, die sich zu einem gemeinsamen Ausführgange vereinigen (Fig. 113 *G*). Des letzteren Mündung findet sich in der Nähe des Mundes, meist zwischen den Tentakeln. Die Beziehungen zu den Radien sind also hier aufgegeben, die sonst vertheilten Organe sind zu Einem vereinigt, und durch den Ausführgang wird die bereits bei den Seeigeln gegebene höhere Stufe festgehalten.

Bei den Synapten bestehen nach dem bei den Holothurien gegebenen Typus geformte Zwitterorgane. Die einzelnen schlauchförmigen Drüsen vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ausführgange, der über dem Kalkringe nach aussen sich öffnet. In jedem Schlauche (bei S. digitata) entwickelt sich das Sperma auf der Innenfläche, indess die Eier darunter entstehen und bei voller Entwickelung ins Schlauchlumen vorspringende Längsstreifen vorstellen. Für beiderlei Producte dient ein gemeinsamer Ausführweg. Wenn dieser Zustand als ein niederer angesehen werden muss, aus welchem im Allgemeinen die getrenntgeschlechtlichen Verhältnisse hervorgingen, so ergibt sich für die Synapten die interessante Erscheinung, dass sich bei ihnen der primitive Bau mit der primitiven Function der Keimdrüse erhalten hat, indess sowohl in der Beschränkung der Zahl als in der Complication mit einem Ausführgange für den Gesammtapparat grosse Umbildungen stattfanden.

Fünfter Abschnitt.

Arthropoden.

Allgemeine Uebersicht.

§ 182.

Der Körper der in dieser Abtheilung vereinigten Thiere besteht aus einer für die einzelnen Gruppen meist bestimmten Metamerenzahl. In der Regel sind diese ungleichartig differenzirt, was sich nicht allein in der Verschiedenheit der äusseren Gestaltung und des Volums, sondern ebenso auch im Verhalten der innern Organe äussert. Eine Anzahl von Metameren verbindet sich zu grösseren Abschnitten, in denen die Selbständigkeit der einzelnen aufgegeben ist. Bald bestehen noch Andeutungen einer solchen Zusammensetzung grösserer Körperabschnitte aus einer Summe von Metameren, bald sind auch diese verschwunden, oder doch nur in frühen Entwickelungsstadien erkennbar. Aus diesem Verhalten resultirt eine Umgliederung des Leibes.

Ein anderes durchgreifendes Charakteristicum bilden bewegliche Leibesanhänge, Gliedmassen, die fast allgemein in Segmente getheilt sind. Daraus, wie aus der Metamerie des Körpers ergibt sich einige Uebereinstimmung mit den Annulaten unter den Würmern. Bei welchen Formen diese Anknüpfungen bestehen, ist unbekannt, und unsicher ist, ob die beiden Hauptgruppen der Arthropoden gemeinsamer Abstammung sind. Manche Gründe bestehen, für die Branchiaten und Tracheaten gesonderte Stammformen anzunehmen. Wie bei den Annulaten bildet das Nervensystem einen mit einer ventralen Ganglienkette verbundenen Schlundring, und ebenso hat das Centralorgan der Kreislaufsorgane eine dorsale Lagerung. Bei den Würmern für jedes Segment sich wiederholende Organe kommen bei den Arthropoden dem ganzen Körper gemeinsam zu, und selbst bei äusserer Gleichartigkeit der Metameren zeigt häufig die innere Organisation, dass die Metamerie nicht den Gesammtorganismus so vollständig wie bei den Annulaten beherrscht.

Bezüglich der Systematik der Arthropoden gebe ich folgende Uebersicht:

A. Branchiata.

I. Crustacea[1]).

a) Entomostraca.

1. Cirripedia.

Balanus, Coronula, Lepas.

Rhizocephala.

Sacculina, Peltogaster.

2. Copepoda.

Cyclops, Cyclopsina, Corycaeus, Sapphirina.

Siphonostoma[2]).

Caligus, Ergasilus, Dichelestium, Chondracanthus, Achtheres, Lernaea, Lernaeocera, Penella.

3. Ostracoda[3]).

Cypris, Cypridina.

4. Branchiopoda[4]).

Cladocera.

Daphnia, Sida, Polyphemus, Evadne.

Phyllopoda.

Branchipus, Apus, Limnadia.

b) Malacostraca[5]).

1. Thoracostraca (Podophthalma).

Schizopoda.

Mysis, Euphausia, Thysanopus.

Carida[6]).

Crangon, Alpheus, Palaemon, Hippolyte, Peneus.

Decapoda.

Macrura.

Astacus, Palinurus, Galathea, Pagurus.

Brachyura.

Carcinus, Maja, Hyas, Dromia, Dorippe.

---

1) An den einzelnen Körpersegmenten erhalten sich die Gliedmassen am vollständigsten, wenn auch in vielen, durch Anpassung hervorgerufenen Modificationen. Sie fungiren entweder direct als Athmungsorgane, oder letztere sind doch mit ihnen in engster Verbindung.

2) Ein auf den verschiedensten Stufen sich zeigender Parasitismus lässt eine grosse Anzahl von Familien in diese besondere Unterabtheilung bringen, welche man den übrigen, frei lebenden Copepoden zwar gegenüberstellen kann, aber doch von ihnen wird ableiten müssen. Aehnlich verhalten sich die Rhizocephalen zu den Cirripedien.

3) In der die zweiklappige Schale vorstellenden Mantelduplicatur geben sie sich mit Entwickelungsstadien der Cirripedien verwandt.

4) Diese Abtheilung erscheint als die unmittelbarste Fortsetzung der Naupliusform, insofern sie durch einfache Metamerenbildung aus jenem Stadium hervorgeht, und an den Gliedmassen zuweilen sogar nur sehr geringe Veränderungen erleidet.

5) Durch das bei Peneus und Euphausia vorkommende Naupliusstadium mit der vorhergehenden Abtheilung verknüpft, repräsentiren sie im Ganzen eine Weiterbildung der Crustaceen-Organisation.

6) Vermitteln die Verbindung der Schizopoden und Decapoden, welch letzteren sie auch beigezählt werden können.

Cumacea[1]).
Cuma.
Stomapoda.
Squilla.
Tanaïda[2]).
Tanais.
2. Arthrostraca (Hedriophthalma).
Amphipoda.
Gammarus, Orchestia, Hyperia, Phronyma.
Laemodipoda.
Caprella, Cyamus.
Isopoda.
Bopyrus, Cymothoa, Sphaeroma, Oniscus, Asellus, Idothea.

II. Poecilopoda[3]).
Limulus.

B. Protracheata[4]).
Peripatus.

C. Tracheata.

I. Arachnida.

Autarachnae[5]).
Arthrogastres.
Galeodea.
Galeodes.
Scorpionea.
Scorpio.

---

1) Entsprechen niederen Entwickelungsstadien von Decapoden, indem sie mit Schizopoden grosse Aehnlichkeit in der Körperform aufweisen. Die Augen entbehren der beweglichen Stiele, und darin ergibt sich eine Annäherung an die Arthrostraken.

2) Die Scheerenasseln repräsentiren eine theils den Thoracostraken, theils den Arthrostraken verwandte Abtheilung, welche der Urform der Malakostraken nahe geblieben zu sein scheint.

3) Stehen durch die fossilen Belinuren mit der paläontologisch sehr alten, gänzlich erloschenen Abtheilung der Trilobiten in geneologischem Zusammenhang. Viele Verhältnisse ihres Baues sowie ihrer Ontogenie gebieten, sie von den Crustaceen abzulösen.

4) Durch genauere Aufschlüsse über die Organisation von Peripatus erscheint dieses bisher meist den Würmern beigezählte Thier als der Repräsentant einer besonderen, den Tracheaten zunächst zu stellenden Arthropoden-Klasse, in der ein viel niederer Zustand sich ausspricht als einer der der letzteren zugehörigen grösseren Abtheilungen. Es scheint hier eine Form erhalten zu sein, welche vom Tracheaten-Stamme noch vor seinem Auseinandergehen in einzelne Aeste sich abgelöst hat.

5) Für die echten Arachniden ergibt sich bei vielem Gemeinsamen die bedeutendste Verschiedenheit in dem Verhalten der Körpersegmente, und in den durch Verschmelzung einer Anzahl derselben hervorgehenden grösseren Abschnitten. Wir werden jene, in der mehrere solcher Abschnitte bestehen, die zugleich noch ihre Zusammensetzung aus Metameren erkennen lassen, als die minder veränderten, der Urform näher stehenden zu betrachten haben. — Kleine, den Arthrogastres zuzurechnende Abtheilungen bilden die Cyphophthalmiden (Gibocellum), die den Opilioneen, und die Chernetiden, welche den Pseudoscorpioneen nahe stehen.

Phrynida.
Telyphonus, Phrynus.
Pseudoscorpionea.
Chelifer.
Opilionea.
Phalangium, Opilio.
Aranea.
Salticus, Thomisus, Argyroneta, Tegenaria, Mygale.
Acarina[1]).
Acarus, Argas, Ixodes, Gamasus, Atax, Thrombidium.
Linguatulina.
Pentastomum.
Pseudarachnae[2]).
Tardigrada.
Macrobiotus.
Pycnogonida.
Pycnogonum, Nymphon.
II. Myriapoda.
Chilopoda.
Scolopendra, Lithobius.
Chilognatha.
Polydesmus, Julus, Glomeris.
III. Insecta (Hexapoda).
1. Aptera[3]).
Collembola.
Smynthurus, Podura.
Thysanura.
Campodea, Lepisma, Machilis.
2. Pterygota.
Pseudoneuroptera.
Amphibiotica.
Ephemera, Chloë, Perla, Libellula, Agrion, Aeschna.
Corrodentia.
Psocina.
Psocus, Troctes.
Embida.
Embia.

---

1) Dass hier Rückbildungen vorliegen, scheint unzweifelhaft, und wird noch durch den für die meisten Familien bestehenden Parasitismus erläutert, der in der Familie der Linguatuliden sogar zu einer bedeutend abweichenden Gestaltung des Leibes führt.

2) In den Pseudarachnen repräsentiren beide Abtheilungen sehr divergente Formen, die eigentlich nur die Entfernung von den Autarachnen gemein haben. Von den Tardigraden sind die Beziehungen zu den Tracheaten nicht einmal sicher gestellt.

3) Die beiden, in der Abtheilung der Aptera vereinigten Gruppen stehen allen übrigen Insecten durch verschiedene Organisationsbefunde etwas fern, so dass sie keiner der einzelnen Ordnung einverleibt werden können. Wenn sie manches mit Pseudoneuropteren gemein haben, so kommt das nur durch die niedere Stellung der letzteren. — Der Mangel der Flügel wird als ein primitiver angesehen werden müssen gegenüber dem erworbenen, für den fast alle Ordnungen der Pterygoten einzelne Beispiele aufweisen.

Thysanopoda.
Thrips.
Termitida.
Termes.
Neuroptera.
Planipennia.
Panorpina.
Panorpa, Bittacus.
Sialida.
Rhaphidia, Sialis.
Hemerobida.
Hemerobius, Myrmeleon.
Trichoptera.
Phryganida.
Phryganea, Limnophilus.
Strepsiptera.
Stylops, Xenos.
Orthoptera.
Ulonata.
Cursoria.
Blatta, Mantis.
Saltatoria.
Gryllus, Gryllotalpa, Acridium, Locusta.
Labidura.
Forficula.
Coleoptera.
Carabus, Hydrophilus, Silpha, Lucanus, Melolontha, Scarabaeus, Tenebrio, Meloë, Chrysomela, Coccionella, Lampyris, Elater, Bostrichus, Curculio.
Hymenoptera.
Formica, Bombus, Apis, Vespa, Sphex, Sirex, Tenthredo, Ichneumon, Cynips.
Hemiptera.
Homoptera.
Cicadina.
Tettigonia, Cercopis, Fulgora, Cicada.
Phythophthires.
Aphis, Chermes, Coccus.
Heteroptera.
Notonecta, Nepa, Hydrometra, Reduvius, Cimex, Capsus, Lygaeus, Pentatoma.
Pediculina[1]).
Pediculus, Phthirius.
Diptera.
Nemocera.
Tipula, Simulia, Chironomus, Corethra, Culex.
Brachycera.
Oestrus, Musca, Tachina, Syrphus, Bombylius, Tabanus.
Pupipara[2]).
Melophagus, Hippobosca.

1) Durch Parasitismus rückgebildete Formen.

2) Gleichfalls den Einfluss des Parasitismus kundgebend.

Aphaniptera [1]).
Pulex.
Lepidoptera.
Heterocera.
Pterophorus, Tinea, Tortrix, Geometra, Psyche, Noctua, Cossus, Bombyx, Sphinx, Smerynthus, Zygaena.
Rhopalocera.
Hesperia, Pieris, Vanessa, Colias, Papilio.

Literatur.

Branchiata.

Crustaceen: Müller, O. F., Entomostraca. 1785. — Jurine, Histoire des Monocles. 1820. — Milne-Edwards, Hist. nat. des Crustacés. III. Vol. 1834—40. — Derselbe, »Crustacea« in der Cyclopaedia of anatomy. Vol. I. — Rathke, De Bopyro et Nereide Comm. Rigae et Dorpati 1837. — Zaddach, De Apodis cancriformis anatome. 1841. — Grube, Bemerkungen über die Phyllopoden. Arch. f. Nat. 1853. — Leydig, Ueber Argulus foliaceus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. Ueber Artemia salina und Branchipus stagnalis. ibid. Bd. III. — Derselbe, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860. — Darwin, A. Monograph of the Subclass Cirripedia. I. II. 1851. 1853. — Zenker, W., Anatomisch-systemat. Studien über die Krebsthiere. Arch. f. Nat. 1854. — — van Beneden, Recherches sur la faune littorale de Belgique. Crustacés, Acad. Bruxelles 1861. — Claus, Die frei lebenden Copepoden. Leipzig 1863. — Derselbe, Ueber den Bau u. die Entw. parasitischer Crustaceen. Cassel 1858. — Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Entomostraken. Marburg 1860. — Derselbe, Ueber einige Schizopoden. Z. Z. XIII. — Derselbe, Beobacht. üb. Lernaeocera etc. Marburg u. Leipzig 1868. — Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Ostracoden. Marburg 1868. Die Metamorphose der Squilliden. Gött. 1871. — Derselbe, Zur Kenntn. d. Baues u. d. Entwickl. von Branchipus stagn. u. Apus cancriform. Gött. 1873. — Zur Kenntn. d. Baues u. d. Entw. von Branchipus u. Apus. K. Gesellsch. d. Wiss. z. Gött. Bd. VIII. — Derselbe, Z. Erforsch. d. genealog. Grundlage des Crustaceen-Systems. Wien 1876. — Müller, Fr., Für Darwin 1864.

Poecilopoden: van der Hoeven, Rech. sur l'hist. nat. et l'anatomie des Limules. Leyden 1838. — Packard, A. S., The development of Limulus. Mem. Boston Soc. Nat. hist. Vol. II.

Protracheata: Grube, Ueber d. Bau v. Peripatus Edwardsii. Arch. f. Anat. 1853. — Saenger, N., Perip. cap. und Perip. Leuckarti. Verhandl. der ersten russ. Naturforscherversamml. zu Moskau 1869. (russ.) — Moseley, H. N., On the structure and development of Peripatus capensis. Philos. Transact. London 1874. P. II.

Tracheata.

Arachniden: Treviranus, G. R., Ueber den inneren Bau der Arachniden. Nürnberg 1812. — Dugès, Recherches sur l'ordre Acariens. Ann. sc. nat. II. I. II. 1834. — Derselbe, Sur les Aranéides. ibid. II. VI. 1856. — Doyère, Sur les Tardigrades. Ann. se. nat. II. X. 1840. — Tulk (Opilioniden), Ann. nat. hist. 1843. Fror. Not. Bd. 30. — Newport, On the nervous and circulatory system in Myriapoda and macrourous Arachnida. Philos. Transact. 1843. — Quatrefages, Organisation des Pycnogonides. Ann. sc. nat. III. IV. 1845. — van Beneden (Linguatula), Acad. Bruxelles. 1849. — Leuckart, Bau und Entwickelungsgesch. d. Pentastomen. Leipzig u. Heidelberg 1860. — Dufour, L., Hist. anatomique et physiologique des Scorpions. Acad. d. sciences

1) Desgleichen durch Parasitismus umgebildet.

(Savans étrangers) XIV. — Derselbe, Anat. physiol. et hist. nat. des Galéodes. Acad. des sciences (Savans étrangers) XVII. — Kittary, Anat. Unters. v. Galeodes. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. 1848. (Froriep's zoolog. Tagesberichte Nr. 108.) — Stecker, A., Anatom. u. Hist. über Gibocellum. Arch. f. Nat. 1876.

Myriapoden: Treviranus, G. R. (Scolopendra und Julus), Vermischte Schriften. II. Bremen 1817. — Dufour, L., Recherches anatomiques sur le Lithobius forficatus et le Scutigera lineata. Ann. sc. nat. II. 1824. — Müller, J., Zur Anat. der Scolopendra morsitans. Isis 1829. p. 549. — Brandt, Beitr. z. Kenntniss des inneren Baues von Glomeris marginata. A. A. Ph. 1837. — Jones, R., »Myriapoda« in der Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. III. 1842. — Newport, On de organs of Reproduction and the development of the Myriapoda. Philos. Trans. 1841. — Derselbe, On the structure, relations and development of the nervous and circulatory systems in Myriapoda and macrourous Arachnida. Philos. Trans. 1843.

Insecten: Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insects. 1734—42. Paris. 6 Vols. — Swammerdam, Bibel der Natur. 1752. — Lyonet, Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de saule. La Haye. 1762. — Straus-Durckheim, Considérations sur l'anatomie comparée des animaux articules, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris. 1828. — Burmeister, Handbuch der Entomologie. Bd. I. Berlin 1832. — Newport, »Insecta« in: Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. II. 1839. — Dufour, L., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. Mém. Acad. des sc. (Sav. etrangers.) IV. 1833. — Derselbe, Sur les Orthoptères, les Hymenoptères et les Neuroptères. ibid. VII. 1841. — Derselbe, Sur les Diptères. ibid. XI. 1851. — Pictet, Recherches pour servir à l'hist. et à l'anatomie des Phryganides. Genève 1834. — Leuckart, Die Fortpflanzung u. Entw. der Pupiparen. Halle 1858. — Brauer, Fr., Z. Anat. d. Neuropteren in Schrift. d. zool.-bot. Vereins z. Wien. — Arbeiten von Loew in verschiedenen entomologischen Zeitschriften. — Leydig's zahlreiche Untersuchungen über den feineren Bau der Insecten. — Weismann, Die Entwickelung der Dipteren. Leipzig 1864. — Landois, L., Anat. d. Hundeflohes. N. Acta Acad. L. C. Vol. XXXIII. — Derselbe, Anatomie der Bettwanze. Zeitschr. für w. Zool. Bd. XVIII. XIX. — Lowne, B. Th., Anat. and Phys. of the Blow-Fly. London 1870. — Müller, Fr., Z. n. Kenntniss d. Termiten. Jen. Zeitschr. Bd. X. — Kowalevsky, A., Embryolog. Studien an Würmern und Arthropoden. Mem. Acad. St. Petersbourg. I. XVI. No. 12. — Tullberg, T., Sveriges Podurider. Kongl. Vet. Acad. Handl. T. X. — Lubbock, J., Monogr. of the Collembola and Thysanura. London 1873. Ray Soc. — Meyer, P., Anat. v. Pyrrhocoris apterus. Arch. f. Anat. u. Phys. 1875. — Derselbe, Ueber Ontogenie u. Phylogenie der Insecten. Jen. Zeitschr. Bd. X.

Körperform.

§ 183.

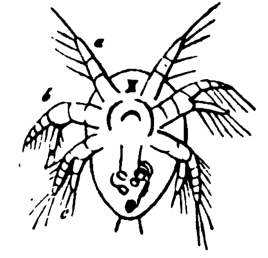


Fig. 117. Nauplius eines Copepoden (Cyclops). a, b, c Gliedmassen.

Der Arthropodenkörper erscheint in seinem einfachsten Zustande unter den Crustaceen in der Nauplius-Form (Fig. 117). Der ungegliederte Körper trägt einige Gliedmassenpaare. Die Gliederung des Körpers tritt erst durch eine allmählich erfolgende

Sprossung ein, die viel Aehnlichkeit mit jenem Processe darbietet, welcher bei den meisten Ringelwürmern die Metamerie bedingt. Der vorderste, die ersten Gliedmassen tragende Körpertheil des Nauplius stellt das Kopfsegment vor, der hintere geht in das letzte Metamer über, indess zwischen diesen beiden Abschnitten neue Metameren entstehen, an denen gleichfalls Gliedmassen hervorsprossen. So bildet sich allmählich ein aus einer grösseren Metamerenzahl zusammengesetzter Organismus hervor (Fig. 118), dessen Complication, soweit diese durch die Metamerie bedingt wird, das Product eines successive auftretenden Vorganges ist. Diese Entwickelung der Leibesform herrscht bei den Entomostraken, und entspricht wohl auch der Phylogenie dieser Krustenthiere, die demnach auf einen ungegliederten Zustand zurückführbar wären. Bei den Malacostraken ist jener, neue Metameren bildende Vorgang nur noch in einzelnen Fällen zu erkennen, und als Regel erscheint gleich die Anlage des Körpers in einer grösseren Anzahl von Metameren. Die zeitliche Folge der Metameren ist hier zusammengezogen, und damit stimmen auch die Poecilopoden sowie die meisten Tracheaten überein. Könnte man hieraus gegen die Annahme einer gemeinsamen Abstammung der Arthropoden Bedenken entnehmen, so wiegen diese doch nicht so schwer, als jene, welche sich aus der Verschiedenartigkeit mancher Organisationsverhältnisse gegen jene Annahme erheben. Wir können also für jetzt nur für die Crustaceen — eben durch das sie verknüpfende Naupliusstadium — eine monophyletische Auffassung für begründet halten. Jenes für die Entomostraken allgemeine Stadium tritt aber unter den Malacostraken nur in vereinzelten Fällen auf, woraus wir schliessen dürfen, dass diese Abtheilung der Crustaceen sich vom gemeinsamen Ausgangspunkte weiter als die Entomostraken entfernt hat.

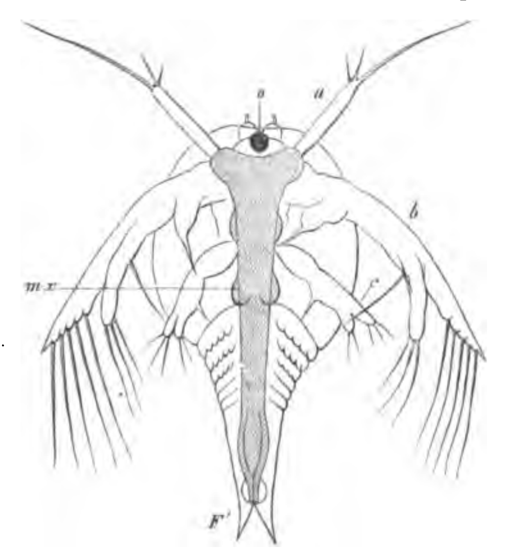


Fig. 118. Larve von Branchipus stagnalis (zweites Stadium). *a*, *b*, *c* Gliedmassen. *mx* Anlage der Maxillen. *F'* Schwanzgabel. *o* Auge. Nach C. Claus.

Der bei den Einen durch allmähliche Sprossung, bei den Anderen sogleich in der ersten Differenzirung der Anlage metamer gebildete Körper der Arthropoden verliert allmählich die ursprüngliche Gleichartigkeit seiner Segmente, bald zum kleineren, bald zum grösseren Theile. Durch Ausbildung einzelner, Rückbildung anderer, sowie endlich durch Concrescenz

von Metamerensummen, entsteht eine bedeutende Mannichfaltigkeit der äussern Gestaltung. Im Allgemeinen herrscht die Gleichartigkeit der Metameren in frühen Jugendzuständen vor, und lässt dadurch Beziehungen zu solchen Formen erkennen, deren Metameren gleichfalls noch nicht different waren. Die aus verschmolzenen Metameren entstandenen einheitlichen Abschnitte des Leibes geben ihre Entstehung in den an ihnen vorkommenden Gliedmassen kund.

Die Concrescenz trifft am beständigsten die vordersten Metameren. Daraus entsteht ein die Mundöffnung und höhere Sinnesorgane, vornehmlich die Augen und Fühler tragender Abschnitt, der Kopf. Er bildet den einzigen aus mehrfachen Metameren bestehenden Abschnitt bei den Myriapoden, bei manchen Krustenthieren und bei den Larven von Insecten. Durch diese Concrescenz von Metameren werden den Mundöffnungen Gliedmassen genähert, die, in die Dienste der Nahrungsaufnahme tretend, zu Mundorganen sich umbilden. Die übrigen Differenzirungsverhältnisse spielen in den einzelnen Abtheilungen verschiedene Rollen. Bei den Crustaceen verbindet sich mit dem Kopfe eine Anzahl der folgenden Metameren zu einer Kopfbrust (Cephalothorax). Die übrigen Metameren trennen sich häufig wieder in zwei Gruppen, insofern die auf den Cephalothorax folgenden von den hintersten zuweilen verschieden sind. Darnach stellen sie ein Abdomen und ein Postabdomen vor. Die Segmente des Abdomens verschmelzen bei den Poecilopoden, dessen Postabdomen durch den Schwanzstachel repräsentirt wird.

Durch duplicaturartige Ausdehnung des Integumentes einzelner Körperregionen entstehen besondere Schutzvorrichtungen für die Anhangsgebilde. Indem bei den Decapoden das Hautskelet der Kopfbrust seitlich auswächst, deckt es die Kiemen, und bildet jederseits einen besonderen mit dem umgebenden Medium communicirenden Raum, die Kiemenhöhle. Vergl. S. 256.

Solche, mehreren primitiven Körpersegmenten angehörige Entfaltungen des Hautskelets können sich auch über andere Körperabschnitte erstrecken, und für diese eine »Schale« herstellen. Die Branchiopoden zeigen hiezu in der schildartig verbreiterten Kopfbrust die ersten Anfänge bei den Phyllopoden (Apus). Eine Weiterentwickelung beider Hälften dieses Gebildes führt zur Herstellung einer zweiklappigen Schale (Fig. 124 *d*) (Limnadia). Auch bei den Cladoceren ist ein Theil des dorsalen Integumentes in eine den ganzen Hinterleib deckende Schale umgestaltet, und bei den Ostracoden sind die beiden Hälften dieses Gebildes, ähnlich wie bei manchen Phyllopoden, am Rücken beweglich mit einander verbunden. Die Klappen der Schale erstrecken sich hier auch über den Vordertheil des Körpers, umschliessen somit das ganze Thier.

An diese Gebilde reihen sich die höchst eigenthümlichen Modificationen des Integuments der Cirripedien. Die bei den Ostracoden zur zweiklappigen Schale gestaltete Duplicatur erscheint bei den Cirripedien wäh-

rend eines Jugendzustandes. Indem das Thier mit den Antennen sich festsetzt, entwickelt sich der dorsale Theil des Integumentes zu einem weiten, den Körper umschliessenden Sacke oder **Mantel** (Fig. 119 *def*), der nur in der Kopfregion mit dem letzteren continuirlich zusammenhängt. Der die ursprüngliche Anheftungsstelle tragende Abschnitt dieses Sackes bleibt entweder weich und dehnt sich in ein stielförmiges Gebilde aus (Lepadiden), oder er gestaltet sich zu einer breiten Grundfläche (Balaniden). Bei manchen Cirripedien (Alepas) behält der ganze Mantel eine weiche Beschaffenheit. Den meisten dagegen kommen feste, durch Verkalkung entstandene Schalenstücke zu, die in der äusseren Lamelle des Mantels sich bilden. In diesen theilweise ein Gehäuse darstellenden Mantel eingehüllt liegt der übrige Körper mit dem mit Rankenfüssen besetzten Postabdomen und steht durch eine verschliessbare Spalte mit dem umgebenden Medium in Verbindung.

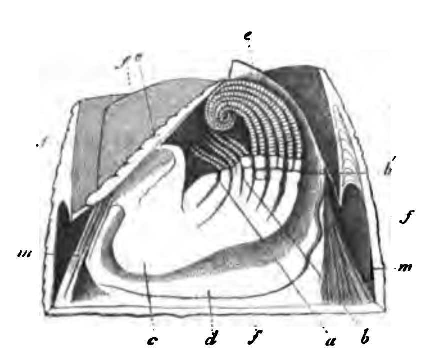


Fig. 119. Durchschnittsdarstellung eines Balanus. *a* Mund des Thieres. *bb'* Zu rankenförmigen Gebilden umgestaltete Gliedmassen. *c* Kopftheil des Thieres. *d* Mantelartige Umhüllung. *e e* Bewegliche Klappen zum Verschlusse des Gehäuses. *f f* Aeussere Schale. *m* Muskeln. (Nach DARWIN.)

Dieselbe mantelartige Hülle bildet bei den Rhizocephalen einen äusserlich bald glatten Schlauch, bald eine zu symmetrischen Lappen gebuchtete Scheibe. Eine enge Oeffnung, die der in die Mantelhöhle der Cirripedien führenden Spalte gleich kommt, leitet in einen jener Mantelhöhle entsprechenden Raum, der als Bruthöhle fungirt. Während bei den Cirripedien noch ein Theil des gliedmassentragenden Krustenthierleibes mit der Mantelduplicatur verbunden und in sie eingesenkt fortbesteht, ist bei den Rhizocephalen der gesammte Gliederleib in den Mantel übergegangen.

Mit dieser Rückbildung der Körperform verbindet sich eine andere aus der Art des Parasitismus entstandene Erscheinung, indem nämlich von der in den Leib des Wirthes eingesenkten Stelle des Kopfes her zahlreiche Röhrchen sich bilden, welche, zum Theile in netzartigen Durchflechtungen anastomosirend, zum Darmcanal des Wirthes treten und diesen auf weite Strecken umspinnen. Daraus gestaltet sich ein unmittelbar vom Darm des Wirthes ernährende Flüssigkeit beziehender, und diese dem Schmarotzer zuführender Apparat. Ausserdem bietet der Parasitismus noch viele andere Beispiele seiner rückbildenden Einwirkung wie aus der mannichfaltigen Gestaltung der Siphonostomen hervorgeht.

Eine einfachere, fast den Ringelwürmern ähnliche Körperform besitzt Peripatus.

Unter den Tracheaten besitzen die Myriapoden im Bestehen gleichartiger, discreter Metameren den indifferentesten Zustand. Mannichfacher differenzirt erscheint die Leibesform bei den Arachniden. Die Galeoden weisen unter diesen die reichste Gliederung auf. Ein Kopf ist von 3 Thorakalmetameren gesondert, von denen wieder ein aus discreten Metameren gebildetes Abdomen getrennt ist. Die Scorpione zeigen dagegen Kopf- und Brustmetameren zu einem Abschnitte vereinigt, und vom gegliederten Abdomen noch ein Postabdomen differenzirt. Das Abdomen setzt sich schärfer von der Kopfbrust bei den Phryniden ab, die darin mit den Araneen übereinstimmen, während die vollständigere Concrescenz der Abdominalsegmente für letztere eine Verschiedenheit bildet. Die Selbständigkeit der Metameren ist endlich bei den Milben völlig verschwunden.

Bei reicherer Gliederung waltet am Körper der Insecten eine grössere Gleichartigkeit in der Vertheilung der Metameren auf die einzelnen Abschnitte. Ausser dem aus mehreren (3) Metameren gebildeten Kopfe bestehen allgemein drei Thorakalsegmente (Pro-, Meso- und Metathorax), die entweder indifferenter sind, wie bei Thysanuren und vielen Pseudoneuropteren, nur durch die Anhangsgebilde sich auszeichnend, oder alle drei bilden zusammen einen sowohl von Kopf wie von Abdomen sich scharf absetzenden Abschnitt (Neuroptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera), oder es ist nur das erste Thorakalsegment bedeutender modificirt, während das zweite und dritte enger an das Abdomen sich anfügt. Dies Verhältniss ist bei Orthopteren (Saltatoria) angedeutet, bei Käfern ausgeprägt.

Das Verhalten des Abdomens wird von den vorhin berührten Beziehungen zum Thorax theilweise beeinflusst. Seine Segmente erhalten sich immer selbständig, und eine Rückbildung betrifft meist die letzten, von denen mehrere zum Geschlechtsapparate gezogen sind.

Gliedmassen.

§ 184.

Als **Gliedmassen** erscheinen bei den Arthropoden paarige, gegliederte Anhangsgebilde, die mit den Metameren verbunden als dorsale und ventrale zu unterscheiden sind. Die Vorbereitung zu dieser Einrichtung ist schon bei den höheren Ringelwürmern in dem Vorkommen von Fusstummeln ausgedrückt. Bei den Arthropoden ist diese Fortsatzbildung einerseits durch die Gliederung dieser Anhänge (s. Fig. 120 *p*), andererseits durch die einer Verschiedenheit der Function entsprechende Mannichfaltigkeit der Form auf eine höhere Differenzirungsstufe getreten, und nur in der **Gleichartigkeit der ersten Anlage spricht sich der niedere Zustand aus.**

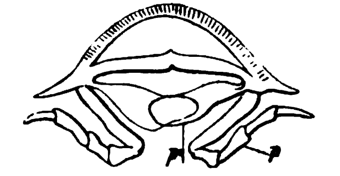


Fig. 120. Querdurchschnitt durch eine Assel. *p* ein Fusspaar. *p'* Abdominalanhänge zur Bildung eines Brustbehälters. (Nach LEREBOULLET.)

Wie die niedere Bildung der Parapodien der Anneliden auch durch ihre gleichartige Reihenfolge ausgedrückt ist, so zeigt sich dasselbe in den niederen Typen der Arthropoden, wie z. B. bei Peripatus, bei den Myriapoden und bei vielen Crustaceen (Phyllopoden u. a.). Peripatus behält den niederen Zustand der Gliedmassen, die wie Parapodien von Würmern sich ausnehmen und nur durch den Besitz eines zwei Krallen tragenden beweglichen Endabschnittes an Gliedmassen von Tracheaten Anschlüsse bieten. An diesen Körperanhängen der Gliederthiere geben sich zwei Erscheinungen kund, welche den vieltheiligen, dem der Ringelwürmer ähnlichen Organismus in einen mehr einheitlichen umbilden helfen.

Die erste dieser Erscheinungen ist die Metamorphose der Gliedmassen zu mannichfaltigen, den verschiedensten Functionen dienenden Gebilden. Mit der Veränderung der Function zeigt die Gliedmasse ihre Umänderung der neuen Leistung angepasst.

Die zweite Erscheinung ist die Beschränkung der Zahl der Körperanhänge in den höheren Abtheilungen, gleichlaufend mit der grösseren Ausbildung heteronomer Metameren oder mit der Entstehung grösserer Körperabschnitte durch Verschmelzung einzelner Metamerengruppen.

Gliedmassen der Branchiaten.

§ 185.

Die einfachsten Verhältnisse der Gliedmassen unter den Crustaceen bietet die Naupliusform. Am ungegliederten Körper erscheinen erst zwei, dann drei Paare gegliederter Anhänge. Alle fungiren als Locomotionsorgane (Schwimmfüsse), und sind mit Borsten, oft in mächtigen Büscheln besetzt. Das erste Paar dieser Gliedmassen (Fig. 121 *a*) ist einfach, das zweite und dritte Paar gabelig getheilt, und diese Gabeltheilung erscheint an allen folgenden Gliedmassen der Krustenthiere. Die beiden ersten Paare unterscheiden sich von dem dritten und den diesem später folgenden durch das Verhalten zu Nerven, die vom obern Schlundganglion stammen, während das dritte wie alle folgenden, von unteren Ganglion versorgt wird. Daran knüpft sich eine Scheidung der Function, indem die beiden vordern Paare vorwiegend zu Antennen sich ausbilden. Beide bleiben bei Copepoden noch vielfach als Bewegungsorgane in Function, am vollständigsten bei den Ostracoden. Auch die Cladoceren besitzen die zweite Antenne noch als Ruderorgan ausgebildet, und bei den Phyllopoden erhält sich dieser Zustand durch eine längere Entwickelungsperiode. Es ergibt sich daraus die Berechtigung, auch die dorsalen Fortsatzbildungen selbst in functioneller Beziehung den Gliedmassen beizu-

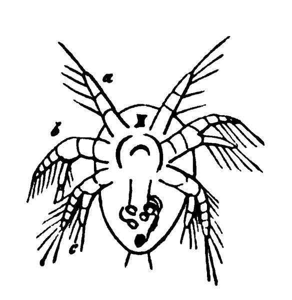


Fig. 121. Nauplius eines Copepoden (Cyclops). *a b c* Gliedmassen.

zählen. Bei den Malacostraken sind beide Antennenpaare ausser Beziehung zur Ortsbewegung, wie auch immer ihre Gestaltung erscheinen mag. Gewöhnlich ist das hintere Paar (Fig. 123 *at'*) in lateraler Stellung zum vorderen (*at*), und übertrifft letzteres oft bedeutend an Volum (vergl. auch Fig. 125 *a' a''*).

Die übrigen Gliedmassen sind ausschliesslich ventral. Sie schliessen sich mit der beginnenden Metamerenbildung an das beim Nauplius erwähnte erste Schwimmfusspaar an und vertheilen sich paarig auf die einzelnen Segmente. Wie jener Schwimmfuss und das zweite Antennenpaar laufen sie in zwei Aeste aus, welche meist ungleichartige Differenzirungen eingehen, indem der eine Zweig mächtiger sich ausbildet und zum Hauptstücke der Gliedmassen wird, indess der andere mehr ein Anhangsgebilde vorstellt. Durch Beziehungen zur respiratorischen Function kann jedoch auch dieser Theil der Gliedmassen bedeutende Ausbildung erfahren. In der Function theilen sämmtliche Gliedmassen sich in verschiedene Verrichtungen, denen entsprechend sie umgestaltet sind.



Fig. 122. Mundgliedmassen von Astacus fluviatilis: *md* Mandibel. *mx* Erste, *mx'* zweite Maxille. *mp*, *mp'*, *mp''* Kieferfüsse. *c* Anhang.

Die vorderen dieser ventralen Gliedmassen werden, soweit sie in der Nähe der Mundöffnung liegen, zu Mundorganen umgebildet, entweder ausschliesslich zu Kiefern, oder nur theilweise, zu Kieferfüssen. Der Beziehung der im Cephalothorax bestehenden Concrescenz zu diesem Verhalten ist oben gedacht. Bei den Branchiopoden sind nur einige Paare zu Mundorganen verwendet, und die übrigen, bei den Phyllopoden meist sehr zahlreichen Gliedmassen, verhalten sich ziemlich gleichartig als Schwimmfüsse. Aehnliches bieten die Ostracoden, Copepoden und Cirripedien. Bei den letzteren sind die hinteren Gliedmassen in die charakteristischen Rankenfüsse umgebildet (Fig. 119 *bb'*). Am bedeutendsten ist die Veränderung der Gliedmassen bei den Malacostraken, für welche der Befund bei einem Decapoden näher betrachtet werden soll. Hier treffen sich 6 Gliedmassenpaare zu Mundorganen gestaltet, an deren ersteren die Form des Phyllopodenfusses wenig verändert sich fort erhielt. Auf ein Paar derber Kiefern (Fig. 122 *md*) folgen zwei Paar Kinnladen (Maxillen) (*mx*, *mx'*), denen drei Paare von Kieferfüssen (*mp*, *mp'*, *mp''*) sich anschliessen. Durch letztere findet ein allmählicher Uebergang zu den locomotorischen Gliedmassen statt. Von diesen sind noch fünf Paare (Fig. 123 P^1—P^5) am Cephalothorax angebracht, den sie mit den Kieferfüssen und Kiefern aus ebenso viel Metameren entstanden beurkunden. An den Endgliedern der meisten dieser Schreitfüsse kommt durch bedeutende Ausdehnung des vorletzten über das letzte die Scheerenbildung zu Stande, die meist am ersten Fusspaare überwiegend entfaltet

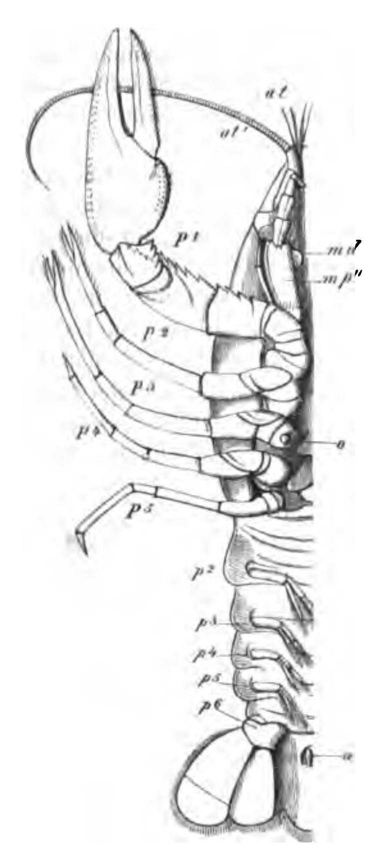


Fig. 123. Gliedmassen von **Astacus fluviatilis**, von der Bauchfläche gesehen. *at* vordere, *at* hintere Antenne. *md* Mandibelstück. *mp''* dritter Kieferfuss, alle übrigen Mundgliedmassen bedeckend. P^1—I^5 Schreitfüsse. p^2—p^5 Schwimmfüsse des Abdomens. p^6 Flossenfuss. *a* Afteröffnung. *o* Mündung des Oviductes am Basalgliede des dritten Schreitfusses.

als Waffe dient. Wie die Kieferfüsse besitzen auch die Schreitfüsse Kiemenbüschel als Anhänge.

Am Abdomen ist eine Anzahl von Fusspaaren in schwache Schwimmfüsse umgewandelt, während das erste Paar bei den Männchen als Begattungsorgan fungirt, bei den Weibchen rückgebildet ist. Bei den letzteren tragen die 4 übrigen (p^2—p^5) die Eier. Am bedeutendsten endlich ist das letzte Gliedmassenpaar verschieden, indem es (p^6) mit dem den After tragenden Endsegmente des Körpers zusammen eine kräftige Schwanzflosse herstellt, deren seitlichen Theil es bildet.

Andere Malacostrakenabtheilungen zeigen hiervon mehr oder minder bedeutende Verschiedenheiten je nach der Zahl der Mundorgane oder der als Locomotionsorgane verwendeten und diesen Functionen angepassten Gliedmassen. So sind z. B. bei den Asseln 4 Gliedmassen in Mundtheile verwandelt, die folgenden 8 erscheinen als Gehfüsse, und die letzten vier endlich bilden der Athmung dienende Platten.

Die Verknüpfung der Athmung mit der Locomotion, wie sie sich in der Umwandlung der Gliedmassen in Kiemenblättchen oder in der Sonderung von Kiemen der verschiedensten Gestalt an den Gliedmassen ausspricht, trifft sich als eine tiefgehende Erscheinung (s. Kiemen).

Kiemen.

§ 186.

Die an den Gliedmassen der Crustaceen bestehende Spaltung macht diese Gebilde bei Verbreiterung ihrer Gliedstücke ebenso zur respiratorischen Function geeignet, wie sie es zur Locomotion sind. Mit einer Verdünnung des Integumentes an bestimmten Abschnitten entstehen den Gasaustausch zwischen dem im Innern der Gliedmassen circulirenden

Blute und dem umgebenden Medium fördernde Einrichtungen, welche bald die gesammte Gliedmasse, bald nur ein Gabelstück derselben als Respirationsorgan erscheinen lassen.

Eine fernere Differenzirung führt dann zu einer Vermehrung der respiratorischen Lamellen einer Gliedmasse oder zu fadenförmigen Umbildungen derselben, welchen allen eine Oberflächenvergrösserung zu Grunde liegt. Diese Organe sind Kiemen. Die Verbindung von Kiemen mit den Gliedmassen der Würmer lässt eine Vorbildung der bei Crustaceen weiter entwickelten Einrichtung erscheinen, die hier typisch geworden ist. Ob sie von jenen direct sich ableitet, ist freilich mehr als zweifelhaft.

Die allmähliche Ausbildung der Kiemen lässt sich von Stufe zu Stufe durch die Reihe der Krustenthiere verfolgen, und die Functionen der Athmung und der Ortsbewegung sind häufig so innig mit einander verbunden, dass es schwer ist, zu entscheiden, ob gewisse Formen dieser Körperanhänge als Kiemen oder als Füsse oder als beides zugleich gelten dürfen. Nicht selten ist die Umwandlung der Locomotionsorgane in Athmungswerkzeuge in der Reihenfolge der Gliedmassen eines und desselben Individuums wahrnehmbar. Die kiementragenden Metameren sind sehr verschieden, so dass man sagen kann, die Gliedmassen jedes Segmentes seien befähigt, Kiemen vorzustellen, oder, aus einem ihrer beiden primitiven Aeste Kiemengebilde entwickelnd, als Träger derselben aufzutreten. Wie der Ort, so wechselt auch die Zahl und die specielle Structur dieser Organe.

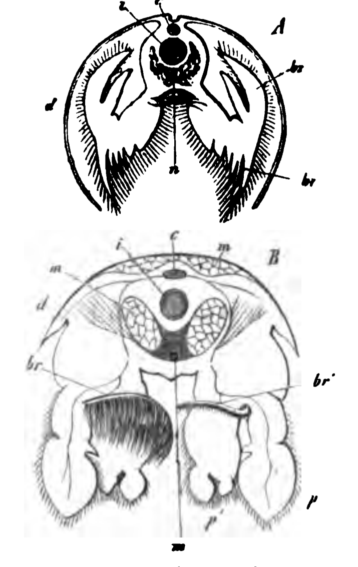


Fig. 124. Querschnitte von Crustaceen. *A* eines Phyllopoden (Limnetis) (nach GRUBE). *B* von Squilla (nach MILNE-EDWARDS). *c* Herz. *i* Darm. *n* Bauchmark. *br* Kiemen. *d* Duplicatur des dorsalen Integumentes, in *A* eine Schale vorstellend.

Wo die Füsse selbst Kiemen vorstellen, erscheinen sie als breite, dünne Lamellen (vergl. Fig. 124 *A br*), deren bedeutende Oberfläche der Wechselwirkung zwischen dem in ihnen kreisenden Blute und dem umgebenden Wasser günstig ist. Solche Gebilde zeigen sich verbreitet bei den Branchiopoden, bei denen meist eine grössere Anzahl von Fusspaaren als Kiemen erscheint und noch besondere beutelförmige Anhänge als vorzugsweise mit jener Function betraut unterscheiden lässt. Als Kiemenblätter erscheinen auch die Bauchfüsse der Isopoden. Bei den Amphipoden sind die Kiemen schlauchförmige Anhänge der Thorakalsegmente, die in der Regel an den Basalgliedern der Füsse befestigt sind. Dagegen tritt bei den Stomapoden eine aus der Grundform hervorgegangene, andere Bildung auf, indem die fünf Schwimmfusspaare des Abdomens

an ihrer Basis ein median gerichtetes Büschel verzweigter Kiemenfäden tragen (*B br*).

Eine continuirliche Reihe von den einfachsten zu den complicirtesten Verhältnissen führt von den Schizopoden zu den Decapoden. Ersteren fehlen gesonderte Kiemen nicht selten (Mysiden), oder sie erscheinen als verästelte Anhänge der Gliedmassen des Cephalothorax, frei nach aussen flottirend (Thysanopoden). Allmählich entwickelt sich eine Duplicatur vom Hautskelete des Cephalothorax her, und bildet eine den seitlichen Raum über den Brustfüssen bedeckende Lamelle (S. 240). In diesen Raum lagern sich die Kiemen; er wird zur seitlich geschlossenen Kiemenhöhle (Decapoden), welche durch eine vom freien Rande jener Lamelle und der Basis der Füsse begrenzte Spalte mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht. Indem sich die Decklamelle der Kiemenhöhle ventral enger an den Körper anlegt, wird die anfänglich einfache, Einlass gebende Längsspalte in zwei Abschnitte zerlegt, und so bildet sich eine grössere hintere und eine weiter nach vorne gelegene kleinere Oeffnung, durch welch' letztere das durch die grössere Oeffnung eingetretene Wasser, nachdem es die Kiemen bespült hat, wieder nach aussen gelangt. Die Kiemen können sich theilweise von der Fussbasis entfernen und von der Wand der Kiemenhöhle entspringen, entsprechen aber dann noch häufig in ihrer Zahl den Gliedmassen. Bei den meisten Decapoden ist jedoch die Kiemenzahl beträchtlich vermehrt, indem die vordersten Fusspaare mit mehreren Kiemen versehen sind und überdies noch einige Paare der Kieferfüsse an dieser Einrichtung theilnehmen. Eine schärfere Sonderung der respiratorischen Gliedmassen drückt sich bei den Pöcilopoden aus, deren vordere Gliedmassen der Anhangsgebilde entbehren, indess die dem Abdomen angefügten 5 Fusspaare in breite Platten umgewandelt eine bedeutende Anzahl von Kiemenlamellen tragen.

§ 187.

Ein rascherer Wasserwechsel um den Kiemenapparat wird auf mannichfache Weise bewerkstelligt. Am einfachsten sind diese Verhältnisse da, wo die Gliedmassen selbst als Kiemen fungiren, oder wo die Kiemen, wenn auch als besondere Organe, den Schwimmfüssen angeheftet sind. Die Action der Gliedmassen ruft hier einen beständigen Wasserwechsel um jene Organe hervor, und bringt die Respiration mit der Ortsbewegung in directe Beziehung. Die Gliedmassen der Branchiopoden und die Schwimmfüsse der Stomapoden können als Beispiele für diese Einrichtung angeführt werden. Bei anderen besorgt den Wasserwechsel ein besonderer aus den modificirten Afterfüssen gebildeter Deckapparat der Kiemen, wie dies bei den Pöcilopoden und bei den Asseln der Fall ist. Durch die stete Bewegung dieser Deckplatten ist auch im ruhenden Zustande der Thiere eine beständige Erneuerung des Wassers ermöglicht.

Die Bildung einer Kiemenhöhle bedingt die Sonderung neuer den Wasserwechsel besorgender Vorrichtungen. Bei den mit Kiemenhöhlen versehenen Decapoden bestehen jederseits besondere Strudelorgane (Flagella) (Fig. 125. *f*), welche über sämmtliche Kiemen als platte, dünne Fortsätze sich hinweg erstrecken und an die Basis eines Kieferfusses geheftet, von diesem in beständiger Bewegung unterhalten werden. (Brachyuren.)

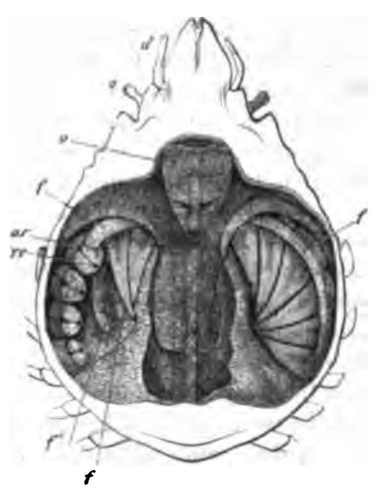


Fig. 125. Kiemen eines Brachyuren. Das Rückenintegument des grössten Theils des Cephalothorax ist entfernt. In der Mitte ist die Leibeshöhle mit dem vom Kaumagen *v* kommenden Darme sichtbar, seitlich davon sind die Kiemenhöhlen geöffnet, rechts finden sich die Kiemen in sechs Blätterreihen, links sind vier derselben abgeschnitten, ebenso das Flagellum *f*, um den unter den Kiemen liegenden Strudelapparat *f' f''* sichtbar zu machen. *o* Augen. *d* Fühler. *ar* Eine einzelne Kieme, bei *re* abgeschnitten.

Von respiratorischer Bedeutung können auch die Lamellen des Integuments gelten, welche bei vielen Entomostraken die Träger der Schalenbildungen sind. Diese Beziehung zur Athmung wird dadurch verständlich, dass diese Mantellamellen ein nicht unbedeutender Blutstrom durchkreist, und in der Dünnwandigkeit des Organs für den Gasaustausch günstige Bedingungen gegeben werden, sowie durch die Bewegungen der Gliedmassen ein energischer Wasserwechsel an der Innenfläche des Mantels besorgt wird. Mit einer Ausdehnung der Mantellamellen (Limnadiaceen) wird diesen auch ein grösseres Gewicht bei der Vermittelung der Athmung zufallen, welches sich in dem Masse noch erhöhen muss, als die Gliedmassen an Zahl reducirt, und nur von geringen Blutmengen durchströmt, an respiratorischer Bedeutung verlieren. (Ostracoden, Daphniden.)

Während in diesen Fällen der Mantel keine besonders hervortretende Organisation als Kiemenorgan besitzt, erscheint eine solche bei den Cirripedien. Bei den Balaniden erheben sich von der Innenfläche der Mantelhöhle, zwischen der Seitenwand und der Basis, gefaltete Lamellen, die als Kiemen gedeutet worden sind.

Gliedmassen der Tracheaten.

§ 188.

Die Gliedmassen der Tracheaten unterscheiden sich von jenen der Krustenthiere durch den Mangel der terminalen Gabelung, so dass sie aus einer einfachen Reihe von Gliedstücken sich zusammensetzen. Die letzteren erscheinen bei Peripatus noch wenig gesondert. Nur der klauentragende Endabschnitt besitzt eine grössere Selbständigkeit.

Alle Tracheaten besitzen ein einziges Antennenpaar, worin auch die Pöcilopoden unter den Branchiaten ihnen sich anschliessen. Diese Antennen sind bei den Pöcilopoden wie bei den Arachniden den Mundorganen zugetheilt, bei den Scorpionen als Scheerentaster (Scheerenkiefer), bei den Spinnen als Kieferfühler (Klauenfühler) bezeichnet. Ungeachtet dieser Beziehungen sind diese Gebilde den Antennen der Myriapoden und Insecten homolog, indem sie wie diese ihre Nerven vom oberen Schlundganglion empfangen. In Anpassung an zahlreiche Leistungen im Dienste mit ihnen verbundener Sinnesorgane besitzen sie bei den Insecten höchst mannichfaltige Ausbildung.

Ventrale Gliedmassen erscheinen gleichartig angelegt und bleiben bis auf zwei Paare in diesem Verhalten bei Peripatus, zum grossen Theile auch bei Myriapoden, indess sie bei den übrigen, soweit sie fortbestehen, verschiedenen Leistungen gemäss in verschiedene Formzustände treten. Vorderen Metameren angehörige Gliedmassen gehen in Mundorgane über, hinteren zugetheilte in Füsse, und an den letzten Metameren erleiden häufig die Gliedmassen vollständige Rückbildung und treten oft nicht einmal in der Anlage auf. Im Ganzen ist die Zahl dieser Gliedmassen viel beschränkter als bei den Krustenthieren, und innerhalb der Klassen hält sie sich stets in feststehenden Grenzen, und die Zahl der Mundgliedmassen, wie die der Füsse ist constant. Bei Peripatus stellen nur die beiden vordersten Paare Mundorgane vor; das erste davon wird von der lateralen Mundwand umschlossen, indess das zweite nur dem Munde zunächst zu liegen kommt. Den Arachniden kommt nur ein einziges Paar solcher Mundgliedmassen zu. Es stellt bei den Spinnen die, einen mehrgliedrigen Taster tragenden Kinnladen vor, die bei den Scorpionen den Scheerenfüssen, bei den Phryniden den mit einem mächtigen Haken bewaffneten »Tastern« entsprechen. Die Milben besitzen die beiderseitigen Stücke zu einer rinnenförmigen Unterlippe verbunden, in welcher die stiletförmigen Kiefergebilde geborgen sind. Die vier übrigen Gliedmassenpaare persistiren bei allen Arachniden als Füsse, deren erster bei den Phryniden geisselförmig gestaltet ist.

Unter den Myriapoden erscheinen drei Paare von Mundgliedmassen, das erste Paar ist allgemein als kräftiger Kiefer in Ausbildung, das zweite und dritte Paar ist bei den Chilognathen in eine Art von Unterlippe verwandelt und wird, einer Angabe zufolge, in der Anlage durch ein einziges Paar vertreten, so dass dann dieser Ordnung nur zwei Paare Mundgliedmassen zukämen. Bei den Chilopoden dagegen zeigt das zweite und dritte Paar grössere Selbständigkeit, und auch das erste Fusspaar gesellt sich noch zu den Mundorganen. Die übrigen Körpergliedmassen verhalten sich ziemlich gleichmässig, bei Chilognathen zu zwei Paaren einem Metamer zugetheilt. Das letzte Paar verliert häufig die locomotorische Function, und stellt

einen Anhang (Schleppfuss) vor, den wir modificirt bei den Insecten wieder antreffen.

Die Scheidung der Gliedmassen in Mundorgane und locomotorische Anhänge geht also auch bei den Tracheaten in nicht ganz gleicher Weise vor sich, und es bestehen auch hier Schwankungen, wenn schon geringere als bei den Crustaceen. Die Ausbildung der Mundgliedmassen, d. h. ihre Sonderung von locomotorischen Körperanhängen wird mit der Entstehung des Kopfes in Zusammenhang gebracht, d. h. letztere davon abgeleitet werden müssen.

§ 189.

Von den ursprünglich gleichartig angelegten ventralen Gliedmassen gehen bei den Insecten drei Paare in Mundorgane über, ebenso viele Paare gestalten sich zu Füssen. Die ersteren, um die Mundöffnung geordnet, werden wohl anfänglich mehr zum Ergreifen und Festhalten der Nahrung gedient haben, ähnlich wie wir dies bei den Maxillarfüssen der Krebse heute noch sehen. An ein solches Stadium knüpft sich die nähere Betheiligung an der Bewältigung der Nahrung. Das erste Paar bildet die Mandibeln und geht als ein einfaches Gliedstück ganz in Mundtheile über. Das zweite und dritte Paar ist mehrgliedrig. Davon wird aber nur je das Basalglied oder einige der darauf folgenden, als der Mundöffnung am nächsten, zur Zerkleinerung der Nahrung verwendet, und diese Theile erfahren eine entsprechende Umbildung. Sie stellen die Maxillen vor, an denen die übrigen Stücke der Gliedmasse wie ein gegliederter Anhang erscheinen, der meist als Taster (Palpus) fungirt; so sondern sich aus einer Gliedmasse zwei verschieden wirkende Organe.

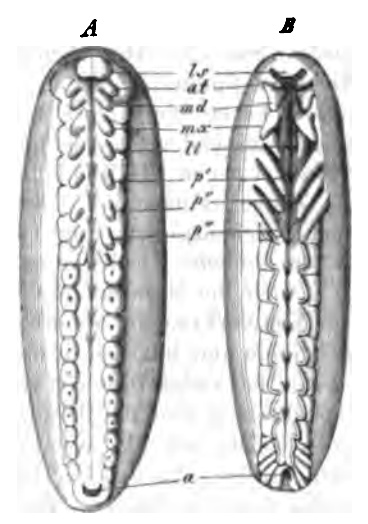


Fig. 126. Entwickelungsstadien von Hydrophilus piceus. *A* Ein früheres, *B* ein späteres Stadium. *ls* Oberlippe. *at* Antenne und erstes Mundgliedmassenpaar (Mandibel). *mx* Zweites Paar (Maxille). *li* Drittes Paar (Unterlippe). *p' p'' p'''* Füsse. (Nach Kowalevsky.)

Bei den Apteren besteht die indifferenteste Form der Mundgliedmassen, die bei den Collembola sogar in die Mundhöhle eingezogen sind, und auch bei den Thysanuren nur schwach entfaltet erscheinen. Indem bei den ersteren eine Thätigkeit der Mundtheile mit einem Hervorstrecken und Wiedereinziehen verbunden ist, erscheinen sie in einem Zustande, der den Mund zum Kauen und zum Saugen geeignet

erkennen lässt, beides freilich in wenig ausgebildeter Weise. Diese Indifferenz der Organisation geht bei den Pterygoten nach zwei Richtungen in bestimmter ausgeprägte Einrichtungen über.

Die bedeutendere Ausbildung der Mandibeln lässt dieselben als gegeneinander wirkende Kauorgane erscheinen, und auch die beiden Maxillenpaare werden zu Kauwerkzeugen, die zugleich Taster tragen. Dieser Zustand erhält sich bei Pseudoneuropteren, Neuropteren und Orthopteren, wenn auch bei manchen der ersteren noch Anklänge an die indifferentere Form wahrzunehmen sind, und auch eine Verschmelzung des zweiten Maxillenpaares beginnt. Die mediane Verbindung dieser Mundgliedmassen lässt die sogenannte Unterlippe hervorgehen, welcher die bezüglichen Taster als Lippentaster eingelenkt sind, als Zeugen für die ursprünglichere Bedeutung dieser Organe. Mit dieser Umbildung treten uns die Mundorgane der Coleopteren entgegen.

Bedeutendere Modificationen entstehen an diesen Theilen mit der Anpassung ihrer Function an eine andere Art der Nahrungsaufnahme: mittels Saugen. Die Hymenopteren, deren Mundtheile in beiderlei Richtung fungiren können, zeigen die Organe noch in ziemlich derselben Form wie andere Insecten mit Kauorganen, aber die Maxillen sind bedeutend verlängert und ebenso die Unterlippe mit ihren Tastern. Auf ihrer gegen die Mundöffnung gerichteten Fläche ist ein Vorsprung, die Zunge, entstanden, der an seiner Basis noch zwei seitliche Anhänge, Nebenzungen, zeigt. Bei Manchen kommt den letzteren eine der Zunge ähnliche Ausdehnung zu.

Auch die Mundtheile der ausschliesslich saugenden Insecten sind von Kauwerkzeugen ableitbar. Hemiptera und Diptera besitzen die Mandibeln und Maxillen in Borsten umgestaltet, von denen die Maxillenborsten bei vielen Dipteren rudimentär sind. Die Unterlippe bildet für diese Borsten eine bei Hemipteren feste und gegliederte, bei Dipteren meist weiche Scheide, welche noch die Lippentaster oder deren Rudimente trägt. An der kurzen Oberlippe sitzt ein den Hemipteren fehlendes Zungenrudiment. Die Mundorgane der Schmetterlinge sind in einer andern Richtung differenzirt. Hier bilden die rinnenförmig gestalteten, zu einer Röhre verbundenen Maxillen einen meist beträchtlich langen, spiralig einrollbaren Rüssel, an dessen Basis kleine Kiefertaster sich vorfinden, die von den meist grossen Tastern der rudimentären Unterlippe bedeckt sind.

Während die Mundgliedmassen den zum Kopfe verschmelzenden Metameren zugetheilt sind, erscheinen die folgenden Gliedmassen als Füsse, als locomotorische Anhangsgebilde der drei nächsten oder thorakalen Metameren. Die an ihnen auftretende Gliederung ergibt sich bei ihrer Uebereinstimmung als eine gemeinsam ererbte und nur an den der Anpassung zugänglicheren Endabschnitten sind bedeutendere Differenzen wahrnehmbar. Andere Eigenthümlichkeiten stellen

sich als Ausdruck mannichfaltiger Anpassungen an modificirte Verrichtungen dar.

Obwohl drei Fusspaare constant sind, so ist doch bei vielen Insecten eine grössere Zahl in der Anlage erkennbar, woraus auf eine Abstammung von mehrfüssigen Formen geschlossen werden kann. Bei den Thysanuren erhalten sich Gliedmassenrudimente (Fig. 127. *p'*) auch an den abdominalen Metameren (Campodea). Von solchen rudimentären Gliedmassen leiten sich wohl auch die bei manchen Insectenlarven (Schmetterlinge und Blattwespen) vorkommenden locomotorischen Fortsätze ab. Auch die paarigen Anhänge der letzten Metameren, der Thysanuren, Pseudoneuropteren etc. führen auf Gliedmassen zurück.

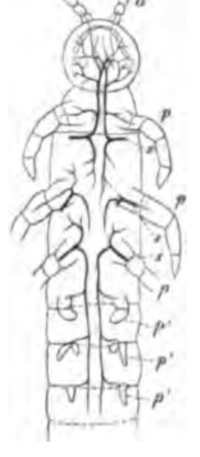


Fig. 127. Vordere Körperhälfte von Campodea fragilis. *a* Antennen. *p* Füsse. *p'* Rudimente von Füssen. *s* Stigma. Nach J. A. Palmer.

§ 190.

Ausser den Antennen treten dorsale Gliedmassen unter den Tracheaten nur bei den Insecten auf. Gänzlich fehlen sie den Thysanuren und Collembolen. Da sie nur den hinter dem Kopfe befindlichen Metameren zukommen, empfangen sie — wie sämmtliche ventrale Gliedmassen — ihre Nerven vom Bauchstrange. Beziehungen zu Kiemen der Crustaceen sind nicht nachzuweisen, ebenso wie Ableitungen von den dorsalen Parapodien der Anneliden unsicher sind, so dass eine selbständige Behandlung dieser Organe gerechtfertigt ist.

Die dorsalen Gliedmassen erscheinen als blatt- oder fadenförmige, zuweilen in Büscheln gruppirte Fortsätze der Metameren bei den im Wasser lebenden Larven der Ephemeriden, Perliden, Phryganiden u. a. Diese Anhangsgebilde besitzen respiratorische Function, und werden wegen der in sie eintretenden Tracheen, als Tracheen-Kiemen bezeichnet. Sie besetzen den Körper meist in grösserer Ausdehnung, nicht blos dorsal, sondern auch ventral, und bilden damit einen indifferenten Zustand von Fortsatzbildungen, von denen die an bestimmten Stellen vorkommenden dorsalen eine typische Bedeutung gewinnen. Die blattartig verbreiteten Formen werden in einer für den Wasserwechsel wichtigen Bewegung getroffen, ähnlich den respiratorischen Gliedmassen der Phyllopoden, ohne dass sie jedoch locomotorische Beziehungen erkennen liessen.

Mit den blattförmigen Tracheenkiemen homolog müssen die Flügel gelten, die sowohl in der Anlage, wie in der Verbindung mit dem Körper und in ihrem Bau viele Uebereinstimmung zeigen. In ihrer Beschränkung auf das 2te und 3te Thorakalsegment würden sie Reductionen der

Zahl der Tracheenkiemen vorstellen. Die Nothwendigkeit der Voraussetzung, dass der Flügel nicht als solcher entstand, sondern aus einem in anderer Function stehenden Organe sich hervorbildete, gibt bei der Vergleichung mit den Kiementracheen eine wichtige Instanz ab; ich sage: die Nothwendigkeit dieser Voraussetzung, denn es ist undenkbar, dass der Flügel sofort, auch auf den niederen Stufen seiner Ausbildung als solcher fungirte, und durch diese Function seine Entfaltung genommen haben konnte.

Wenn aber nicht in der locomotorischen Bedeutung das Causalmoment für die Ausbildung dieser dorsalen Anhänge zu Flügeln gefunden werden kann, so wird es in einer andern Function gesucht werden müssen. Da tritt uns denn die Respiration entgegen, für die zugleich die Vergrösserung der Oberfläche eine wichtige Einrichtung abgibt. Jede Zunahme der Oberfläche steigert den respiratorischen Werth des Organs, und führt es damit auch der späteren Function entgegen. Dass die Flügel ontogenetisch später sich anlegen und ausbilden als die Tracheenkiemen der übrigen Metameren, gibt keinen Gegengrund gegen jene Auffassung ab, denn für jene umgewandelten Tracheenkiemen ist erst dann die Function möglich, wenn die nicht umgewandelten, respiratorischen, ihre Function verloren haben.

In manchen Fällen gibt sich die Gliedmassennatur der Flügel in einer Gliederung kund, die jedoch nur als secundäre Anpassung gelten kann. Sie findet sich an dem einschlagbaren 2ten Flügelpaare der Coleopteren und der Forficuliden, in beiden Fällen mit der Umwandlung des ersten Paares in Flügeldecken zusammenfallend.

Beide Flügelpaare besitzen die gleichartigsten Verhältnisse bei den Pseudoneuropteren. In den übrigen vierflügligen Ordnungen sind sie grösseren Differenzirungen unterworfen. Ausser Grössenverschiedenheiten, die schon bei Hymenopteren und Lepidopteren meist in einem Ueberwiegen des ersten Paares sich zeigen, ergeben sich noch Modificationen im Bau, wodurch ein geänderter functioneller Werth sich ausspricht. Bei den Orthopteren erscheint das erste Flügelpaar häufig nur als Deckorgan des zweiten, deutlicher bei den Käfern, deren zweites Paar häufig rudimentär wird. Die Flügeldecken sind dann zu Schutzorganen des unter ihnen geborgenen Abdomens geworden. Die Hemipteren bieten eine ähnliche Differenzirung. Nur das vordere Flügelpaar besitzen die Dipteren, bei denen ein hinteres Paar noch spurweise in den sogenannten Schwingkölbchen (Halteren) erhalten bleibt. Dagegen besteht bei den Strepsipteren nur das hintere, am dritten Thorakalsegmente befestigte Paar.

Integument.

§ 191.

Das Integument der Arthropoden erscheint selbständiger und unabhängiger von der Muskulatur. Es lässt stets zwei Lagen unterscheiden.

Die von einer zuweilen sehr modificirten Zellschichte abgeschiedene Cuticula überzieht, im Anschlusse an die bei vielen Würmern bestehenden Befunde, die gesammte Oberfläche des Körpers, und setzt sich an den Oeffnungen innerer Organe zur Auskleidung letzterer fort. Durch ihre Mächtigkeit bildet sie den bedeutendsten Theil des Integumentes, an Dicke und Festigkeit ausserordentlich wechselnd. Weich und biegsam ist sie zwischen den Körpersegmenten, wo dieselben beweglich mit einander verbunden sind, fester dagegen zumeist an den Metameren selbst, sowie an den Gliedmassen; im Allgemeinen bewegt sich ihre physikalische Beschaffenheit innerhalb einer grossen Breite, und von der weichen Körperhülle der Spinnen und der meisten Insectenlarven, finden sich alle Uebergänge zu dem starren Panzer, der den Körper der meisten Krustenthiere, der Tausendfüsse, der Scorpione und unter den Insecten vorzüglich jenen der Käfer bedeckt. Der verschiedene Grad der Festigkeit hängt nicht blos von der Dicke der Cuticula, sondern von der Chitinisirung der Schichten derselben ab. Im neugebildeten Zustande erscheinen auch dicke Lagen noch weich, um erst mit dem Platzgreifen jener chemischen Umänderung an Resistenz zu gewinnen. Zur Erhöhung der Festigkeit dieses Chitinpanzers trägt bei vielen Krustenthieren, wie auch bei Myriapoden, die Ablagerung von Kalksalzen bei. Das Starrwerden der Cuticula setzt der Ausdehnung des Körpervolums beim Wachsthum eine Grenze, und daraus entspringt in jenen Fällen für die Zeit der Fortdauer des Wachsthums ein in Intervallen wiederkehrendes Abwerfen der Cuticula — die Häutung.

Gemäss ihrer Entstehung zeigt die Cuticularschichte deutliche Lamellen. In der Regel wird sie von Porencanälen durchsetzt, in welche Fortsätze der Matrix sich einsenken. Die relativ dünne Matrix der Cuticularschichte ist homolog der Epidermis anderer Thiere. Obgleich sie in manchen Fällen (Crustaceen) Pigmente einschliesst, ist sie in der Regel farblos, denn die Färbung der Gliederthiere rührt meist von Pigmentablagerungen in der äusseren Chitinhülle her. Unter dieser auch als Hypoderm unterschiedenen Epithelschichte kommt noch eine Bindegewebsschichte vor, welche jedoch im Vergleiche zur Cuticularschichte wie zur Matrix meist wenig entwickelt ist.

§ 192.

Durch erhöhte Festigkeit der abgesonderten Chitinschichten treten diese in eine neue Function, bilden ein Hautskelet, welches nicht blos ein Schutzorgan für die in den Leibesraum gebetteten Organe vorstellt, sondern auch zum Stützapparat wird, und der Leibesmuskulatur Ursprungs- und Insertionsstellen darbietet. Dieses Verhältniss erstreckt sich vom Körper auf dessen Gliedmassen, deren Integument ebenfalls als Skelet für sie fungirt.

Die Entstehung grösserer ungleichartiger Abschnitte wirkt in mancher Beziehung umgestaltend auf das Hautskelet, indem sie Differenzirungen hervorruft. Solche sind durch Vorsprünge und Fortsatzbildungen des Hautskelets nach innen zu gegeben, welche sich besonders an den die Mundwerkzeuge oder Locomotionsorgane tragenden Abschnitten treffen. Sehr entfaltet sind diese Fortsätze an der Kopfbrust der höheren Krustenthiere. Auch fehlen sie nicht bei den übrigen Klassen. Sie finden sich besonders im Kopfe und Thorax bei Insecten (Käfer, Hymenopteren, Orthopteren), wo ihr Complex als »Endothorax« bezeichnet ward. Häufig bilden sie einen Stützapparat für das Nervensystem. Ihre Bedeutung läuft auf eine Vergrösserung der Muskelursprünge tragenden Binnenfläche des Hautskelets hinaus und steht mit der Differenzirung der Muskulatur in individualisirtere Gebilde in engem Zusammenhange.

Als Skeletbildungen sind ferner die Schalen von Bedeutung, welche aus der Chitinbedeckung der Mantelduplicaturen mancher Brachiopoden sowie der Ostracoden hervorgehen, ebenso gehören hieher die Gehäuse der Cirripedien. Bei aller Verschiedenheit ihrer Form und Grösse bilden sie constante Einrichtungen. Zwei Paar Leisten oder Platten umschliessen den Eingang in die Mantelhöhle, und bilden einen beweglichen Deckelapparat. Bei den Balaniden entwickeln sich die bei den Lepadiden nur rudimentären Schalenstücke zu einem zusammenhängenden starren Gehäuse (Fig. 119. *ff*), an welchem nur der den Eingang zur Mantelhöhle verschliessende Deckelapparat (*e*) beweglich bleibt.

§ 193.

Verlängerungen oder Fortsätze des Integumentes erscheinen mannichfach als Stacheln, Borsten oder haarähnliche Bildungen, die bei Krustenthieren, Arachniden und Insecten in unendlichen Modificationen vorkommen. Sie sind bald innig und unbeweglich mit dem Chitinpanzer verbunden, dessen Auswüchse sie darstellen, wie die Borsten an gewissen Körpertheilen der Krustenthiere, die Haare der Spinnen, Raupen u. s. w.; bald sitzen sie im ausgebildeten Zustande nur lose dem Körper an, wie die Schuppen der Schmetterlinge, die in ähnlicher Form auch in andern Abtheilungen, z. B. bei den Thysanuren vorkommen. In allen Fällen steht die Chitinbekleidung des Fortsatzes mit dem übrigen Integumente in continuirlichem Zusammenhang. An den beweglichen Anhangsgebilden dieser Art findet sich an der Verbindungsstelle ein weicherer Abschnitt der Chitinlage, während die Cuticula gleichartig auf die starren Fortsätze sich erstreckt. — Auch zu Stimmorganen werden bei manchen Insecten (Heuschrecken, Cicaden) Integumentgebilde wie Zähnchen und Leisten verwendet.

Dem Integumente gehören Drüsenorgane an, welche aus Modificationen der Epidermisschichte sich ableiten. In geringerer Ver-

breitung treffen sie sich bei den Krustenthieren, häufiger bei Insecten. Der secernirende Theil der Drüse besteht entweder nur aus einer einzigen Zelle, oder aus einer geringen Anzahl von solchen, und der Ausführgang wird grossentheils von Porencanälen der Cuticularschichte dargestellt. (Vergl. Fig. 7. S. 24.)

Eine ansehnliche Entwickelung bieten die Hautdrüsen bei wachsbereitenden Insecten an gewissen Körperstellen. Bei den Aphiden, mehr noch bei einzelnen Hymenopteren, sind Gruppen von Hautdrüsen in wachsabsondernde Apparate umgewandelt. Fernere Differenzirungen von Hautdrüsen stellen die Spinndrüsen der Araneen vor. Im Abdomen lagernde, auf mehreren Paaren unterhalb der Afteröffnung angebrachter Warzen (Spinnwarzen) ausmündende Drüsen liefern ein Secret, welches an der Luft zu einem Chitinfaden erstarrend, die »Gewebe« dieser Thiere bildet. Ein nur functionell hierher gehöriger Apparat findet sich bei Peripatus. Zwei Gruppen verzweigter Röhren gehen je in einen zuweilen erweiterten Ausführgang über, der an der Basis einer Mundgliedmasse sich öffnet. Das Secret ist ein rasch fest werdender Klebstoff. Morphologisch scheinen diese Organe zu jenen zu führen, die bei den Larven vieler Insecten bestehen und damit sich als gemeinsam ererbt geltend machen. In den Larven von Schmetterlingen, manchen Käfern und Hymenopteren liegt neben dem Darme ein Paar langer, meist gewundener Drüsenschläuche, deren dünne Ausführgänge an der Unterlippe vereint sich öffnen. Ihr Secret liefert den Seidenfaden der Gespinnste dieser Larven. Vor dem Eintritte des ruhenden Puppenzustandes bieten die »Spinngefässe« (Sericterien) den höchsten Grad ihrer Ausbildung dar; nach der Fertigung des Gespinnstes erliegen sie einer Rückbildung.

Andere Drüsen erscheinen endlich durch ihr Secret als Giftdrüsen, z. B. bei Spinnen am Klauenfühler mündend, bei Scorpionen am Schwanzstachel. Sie vermehren den Reichthum der aus dem Drüsenapparat des Integumentes gestalteten Differenzirungen.

Muskelsystem.

§ 194.

Die Muskulatur bietet bei den Arthropoden nicht mehr jenes gleichartige Verhalten einzelner Rings- oder Längsfaserschichten wie am Hautmuskelschlauche der Würmer. Vielmehr ist eine Sonderung eingetreten, und wir treffen discrete Bündel aus einer verschieden grossen Summe quergestreifter Muskelfasern. Davon macht nur Peripatus eine Ausnahme, dessen Muskulatur auch durch den Mangel von Querstreifung der Elemente vielmehr an jene von Würmern sich anschliesst. Sonst ist allgemein der Hautmuskelschlauch zu einem Complexe einzelner Muskeln umgebildet, die zusammen ein Muskel-

system vorstellen. Da das Skelet der Arthropoden ein äusseres ist, nehmen die Muskeln Ursprungs- und Ansatzstellen im Innern der Hohlcylinder oder Cylinderabschnitte, als welche sich sowohl die Körper- wie die Gliedmassensegmente darstellen. Diese Bildung eines Hautskeletes ist zugleich als ein auf die Muskulatur differenzirend wirkender Factor zu betrachten, insofern erst mit der Gewinnung fester Ursprungs und Insertionsstellen die Entstehung einzelner Muskeln möglich wird. In der Zahl der einzelnen Muskeln wie in ihrer mannichfachen Anordnung bietet das Muskelsystem eine hohe Entwickelungsstufe, die immer der verschiedenartigen Bedeutung der Metameren und der verschiedengradigen Ausbildung derselben entspricht. Sie differirt in gleicher Weise von der Muskulatur der Ringelwürmer, wie diese durch die mehr homonome Metamerie von der heteronomen der Arthropoden sich unterscheiden.

Bei einer Gleichartigkeit der Metameren ist auch die Muskulatur derselben gleichartig, sowie durch die ungleichartige Entwickelung einzelner Metameren, sei es durch die Verschmelzung einiger oder mehrerer derselben zu einem grösseren Körperabschnitte oder sei es durch Rückbildung, eine entsprechend ungleichartige Anordnung der betreffenden Muskeln in den bezüglichen Abschnitten zu Stande kommt. Einen bedeutenden Einfluss auf die Entfaltung der Muskulatur besitzt die Ausbildung der Gliedmassen, und bei der Vergrösserung der gliedmassentragenden Metameren im Gegensatze zu den übrigen hat die Muskulatur einen beträchtlichen Antheil.

Das Zahlenverhältniss der Muskeln sowie ihre Anordnung erleidet bei den einer Metamorphose unterworfenen Arthropoden oft beträchtliche Veränderungen. Dies gilt sowohl für die progressive als für die regressive Form. Bei der ersteren ist die Veränderung eine Differenzirung in ungleichwerthige Gruppen; bei der letzteren eine Rückbildung grösserer Partieen, wie solches bei den parasitischen Crustaceen, auch bei festsitzenden Formen derselben, sich trifft.

Nervensystem.

§ 195.

Das Nervensystem der Arthropoden schliesst sich an jenes der Anneliden an, mit dem es in seinen Grundzügen vollständig im Einklang sich findet. Eine über dem Schlunde lagernde Ganglienmasse erscheint als Kopfganglion oder Gehirn, von welchem zwei Commissuren den Schlund umgreifen, mit einem ventralen Ganglion sich zum Nervenschlundring verbindend. Von diesen untern Ganglien aus erstreckt sich eine durch Längscommissuren verbundene Reihe von Ganglien längs der ventralen Innenfläche des Leibes, die Bauchganglienkette. Das Uebergewicht des Kopfganglions über die ven-

tralen Ganglien, schon bei Ringelwürmern vielfach wahrnehmbar, wird bei den Arthropoden im Allgemeinen noch ausgeprägter, und dieser zum Theile durch die Beziehungen zu höher entfalteten Sinneswerkzeugen bedingte Umstand lässt es begreifen, wenn man in der dorsalen Schlundganglienmasse etwas dem Gehirne der Wirbelthiere Aehnliches hat erkennen wollen. Von einer solchen Anschauung geleitet, verglich man auch die Bauchganglien, als Bauchmark, mit dem Rückenmarke der Vertebraten, und hat diese Bestrebungen noch weiter auszuführen gesucht. Diese Versuche ignoriren die gänzliche Verschiedenheit des bei Arthropoden und Wirbelthieren sich ausprägenden Typus.

Die Massenentfaltung des Gehirns steht, wie oben angedeutet, in directem Zusammenhang mit der Entwickelung der höheren Sinnesorgane, besonders der Sehwerkzeuge, und zeigt ihre Modificationen zum grossen Theile von diesen abhängig. Auch die Bauchganglienkette erleidet wesentliche Modificationen, bei denen sich aber überall eine gesetzmässige Abhängigkeit von dem Zustande der Metameren des Körpers nicht verkennen lässt. Das Vorhandensein gleichartiger Metameren bedingt die Gleichartigkeit der Ganglien des Bauchstranges und eine gleichmässige Folge derselben. Bei vorwiegender Ausbildung einzelner Metameren trifft sich auch eine bedeutendere Entfaltung der bezüglichen Ganglien, sowie bei Concrescenz von Metameren eine Annäherung einzelner Ganglien-Gruppen bemerkbar ist, die nicht selten zur völligen Verschmelzung in mehrere grössere Ganglien oder zur Bildung einer einzigen grossen Bauchmarkmasse führt.

Die Ganglien der Bauchganglienkette sind ursprünglich paarig, durch je eine Quercommissur verbunden, wie bei den Ringelwürmern. Durch Verkürzung dieser Quercommissuren tritt eine Annäherung und endlich eine jedoch mehr äusserliche Verschmelzung ein.

Das peripherische Nervensystem entspringt aus den durch Ganglienzellen ausgezeichneten Anschwellungen des centralen, nämlich des Gehirns und der Bauchkette. Die Nerven treten entweder unmittelbar aus dem ganglionären Abschnitte heraus, oder sie verlaufen noch eine Strecke weit mit den Längscommissuren, um erst von diesen abzugeben.

Die höheren Sinnesnerven entspringen in der Regel von dem Gehirnganglion. Das gilt vorzüglich für die Nerven der Augen und der Antennen.

Neben den für die Muskulatur und das Integument bestimmten Nerven gibt es noch solche für die Eingeweide, von denen die Darmnerven am genauesten bekannt sind. Sie schliessen sich zum Theil an die bei den Anneliden bestehenden Einrichtungen an. Da ihrem Verlaufe eigene Ganglien eingebettet sind, stellen sie ein in gewissem Grade selbständiges Nervensystem vor, das man als »Mundmagennervensystem« bezeichnet. Ein besonderes, vorzugsweise bei den Insecten bestehendes Eingeweidenervensystem nimmt seine Wurzeln von den

Ganglien des Bauchmarks, und ist als **sympathisches** Nervensystem bezeichnet worden.

§ 196.

Für die im vorigen Paragraph aufgeführten Erscheinungen bietet das Nervensystem der Crustaceen zahlreiche Beispiele. Die Ausbildung des Gehirnes in Abhängigkeit von der Entfaltung der Sehwerkzeuge zeigt sich sowohl bei den Thoracostraken, wie unter den Arthrostraken, bei den grossäugigen Hyperiden (Phronima), deren Sehnerven aus besonderen, übrigens auch bei den Asseln unterscheidbaren Lappen hervorgehen. Eine Sonderung der Gehirnmasse in einzelne Gangliengruppen tritt im Allgemeinen als Ausdruck höherer Differenzirung auf. Diesem Verhalten stellen sich die Rückbildungen gegenüber, welche das Gehirn bei einer Reduction oder gänzlichem Verluste der Sehorgane erleidet, womit meist auch ein Schwinden der Antennen verbunden ist. Sowohl bei den parasitischen Copepoden wie bei den Cirripedien (Fig. 129. *B. gs*) finden sich solche Zustände, denen zufolge das Gehirn in einzelnen Fällen nur durch eine Commissur repräsentirt erscheint.

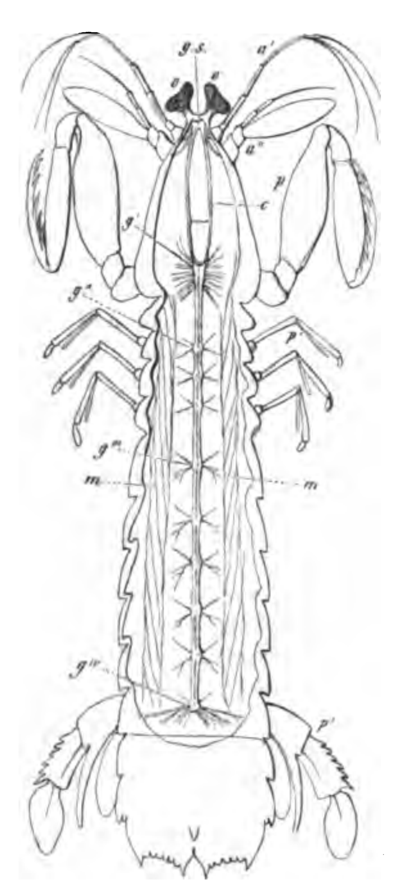


Fig. 128. Nervensystem von Squilla. *O* Augen. *a'* Erstes, *a''* zweites Antennenpaar. *p* Fangfüsse, mit einschlagbaren Endgliedern versehen. *p'* Ruderfüsse, das letzte Paar der fussartigen Anhänge geht in Schwanzflossenbildung ein. *m* Muskeln. *gs* Oberes Schlundganglion. *c* Commissurstränge. *g'* Thoracalganglion. g'' g''' g^{IV} Bauchganglien.

Was die Bauchganglien betrifft, so ist das vorderste derselben durch eine sehr verschieden lange Commissur mit dem Gehirne in Zusammenhang. Die Länge dieses Stranges erscheint von der Lagerung des Mundes in Bezug auf die Gehirnganglien (resp. zu den Augen und Antennen) abhängig. Sehr bedeutend ist die Länge bei den Malacostraken (Fig. 128. *c*, Fig. 129. *A*), auch bei manchen Anderen (Cirripedien, Fig. 129. *B. c*), während wieder bei Anderen eine so bedeutende Verkürzung besteht, dass Gehirn- und Bauchganglien eine einzige, vom Oesophagus durchsetzte Nervenmasse bilden (Corycaeïden).

Die Vertheilung der Ganglien der Bauchkette nach den einzelnen Metameren erscheint am gleichmässigsten bei den Phyllopoden, die darin am wenigsten von primitiven Verhältnissen sich entfernt haben. Der Bauchstrang wird hier aus einer grossen Anzahl von Ganglienpaaren (ca. 60 bei Apus) zusammengesetzt, die unter allmählicher Abnahme der Quer- wie der Längscommissuren sich folgen, indess bei den Daphniden entsprechend der geringeren Metamerenzahl auch nur wenige, aber sonst sich ähnlich verhaltende Ganglien vorkommen.

Unter den Thoracostraken erscheinen die Ganglien des Bauchstranges zum grossen Theile gleichfalls noch discret, allein der Concrescenz vorderer Metameren zu einem mehr oder minder ausgedehnten Cephalothorax entspricht eine Verschmelzung der vorderen Ganglienmassen, die in sehr verschiedenem Maasse ausgeführt erscheint. So bilden die bei den Stomapoden (Fig. 128) die vorderen Mundfüsse wie die Raubfüsse (*p*) versorgenden Ganglien einen grösseren Complex (g'), an den eine selbständiger sich verhaltende, bis zum Schwanzsegment ziehende Ganglienreihe (g'', g''', g^{IV}) sich anschliesst. Unter den langschwänzigen Decapoden scheinen in den 6 auf den Cephalothorax treffenden Ganglienpaaren gleichfalls Concrescenzen vorzuliegen, während die 6 kleineren Ganglien des Abdomens noch vollständig den Metameren entsprechen. Weitere Verschmelzungen kommen bei einzelnen Macruren an den Brustganglien zum Vorschein (Palinurus), und bei Pagurus sind in Anpassung an die Verkümmerung des Abdomens, die Ganglien dieses Abschnittes nur durch ein einziges vorgestellt. Daran reihen sich die Brachyuren, bei denen die gesammte Bauchganglienkette sogar zu einem einzigen Ganglion verschmolzen erscheint (Fig. 129. *A. g. i.*).

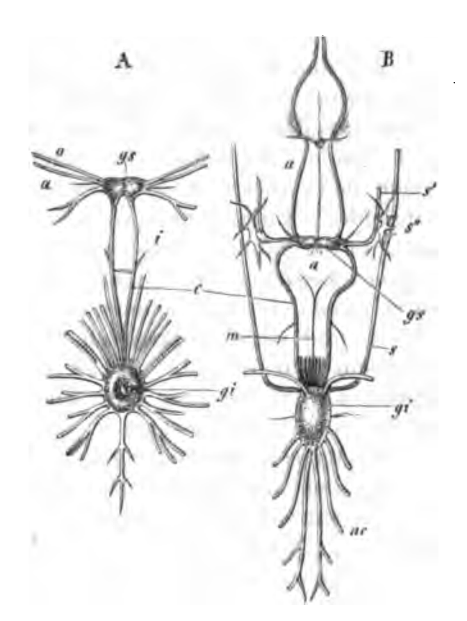


Fig. 120. *A* Nervensystem einer Krabbe (Carcinus maenas). *gs* Gehirnganglien. *o* Augen-, *a* Antennennerv. *c* Schlundcommissur. *i* Querverbindung der Schlundcommissur. *gi* Verschmolzenes Bauchmark. (Nach Milne-Edwards.) *B* Nervensystem eines Cirripeden (Coronula diadema), von der Bauchfläche gesehen. *gs*, *c*, *gi* wie *A*. *a* Antennennerven, die sich über den Mantel vertheilen. Zwischen ihnen liegt das mit dem Gehirn verbundene »Augenganglion«. *m* Nerv zum Magen. *s* Eingeweidenerv, der sich mit einem vom Schlundring kommenden zweiten Eingeweidenerv *s'* zu einem Geflechte *s''* verbindet. (Nach Darwin.)

Solche Reductionen finden sich auch in anderen Abtheilungen der

Krustenthiere und sind wieder grossentheils als Anpassungen an Veränderungen der Leibesform nachweisbar. Wir treffen jene Concentration unter den Copepoden, bei denen die Calaniden eine aus Ganglien gebildete Bauchkette besitzen, die bei den Corycaeïden zu einer sogar dem Gehirne angeschlossenen Masse zusammengezogen ist. Ebenso besteht unter den Cirripedien bei den Lepadiden eine Reihe von 4—5 Ganglien im Bauchstrang, den bei den Balaniden eine einzige Ganglienmasse repräsentirt (Fig. 129. *B. gi*). Unter den Arthrostraken zeigen sich ähnliche Erscheinungen, doch ist das Bestehen einer grösseren Ganglienzahl (10—12 bei Amphipoden, 7—13 bei Isopoden) die Regel.

§ 197.

Bei den Protracheaten ist ein sehr niederer Zustand des Nervensystems erhalten. Ein sehr entwickeltes eng verbundenes Paar Gehirnganglien schickt um den Mund herum seitliche Nervenstränge nach unten. Unterhalb des Schlundes sind sie einander genähert, treten dann zuerst etwas divergirend an der Ventralfläche zum Hinterleibsende. Eine Vereinigung dieser Nervenstränge findet am Ende statt. In der ganzen Länge sind sie (bei Peripatus Edwardsii) durch feine Quercommissuren, von denen die vordersten die deutlichsten sind, unter einander im Zusammenhang. Anschwellungen der Bauchstränge fehlen, und werden durch eine mehr gleichmässige Einlagerung von Ganglienzellen ersetzt. Damit entspricht dieses Verhalten einem indifferenteren Zustande der Bauchganglienkette, die aus einer Sonderung in den Längsstämmen vertheilter Ganglienzellen auf einzelne den Metameren entsprechende Parthieen hervorging.

Da bei den Branchiaten die Differenzirung der Bauchganglien eine durchgreifende Erscheinung ist, tritt der Befund bei Peripatus noch tiefer herab, und trägt dazu bei, die Unabhängigkeit der Tracheaten von jenen zu begründen.

§ 198.

Das Nervensystem der Myriapoden zeigt einen bedeutenden Fortschritt in der Bildung eines Bauchstranges, der fast vollkommen gleichartig die Länge des Körpers durchzieht, und seine Ganglien genau den Metameren entsprechend vertheilt zeigt. Das erste, die Mundgliedmassen versorgende Ganglion zeigt zuweilen deutlich seine Zusammensetzung aus einer Gangliensumme. Die folgenden sind je nach dem Ausbildungsgrade der Gliedmassen mehr oder minder voluminös, in regelmässigen Abständen aufgereiht, und bei den Diplopoden zu je zweien sich folgend. Unter Verkürzung der Längscommissuren stellen sie dicht gereihte Anschwellungen dar (Juliden). Eine solche zur Concrescenz leitende Näherung findet sich allgemeiner an den letzten Ganglien auch bei sonst deutlicher Trennung. Die Zahl dieser Ganglien entspricht der Metamerenzahl, und kann so bis zu 140 (Geophilus)

steigen. In diesen Einrichtungen spricht sich ein der Grundform der höheren Tracheaten am nächsten stehender Zustand aus.

Unter den Arachniden sind Reductionen und Verschmelzungen der Bauchganglien eine verbreitete Erscheinung. Für alle ist die enge Verbindung der Gehirnganglien mit dem Bauchmarke durch ausnehmend kurze Commissuren charakteristisch.

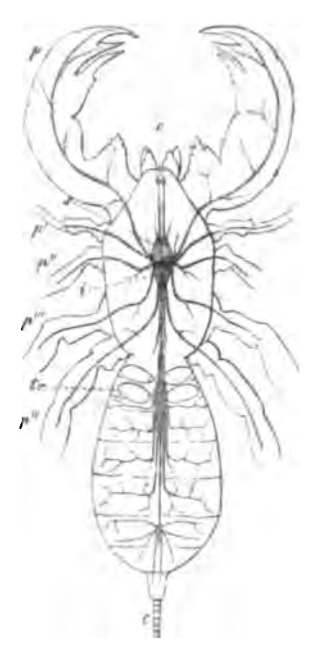


Fig. 130. Nervensystem von Thelyphonus caudatus. *s* Gehirnganglion. *i* Bauchganglion. *o* Augen. *p* Palpen. p' – p^{IV} Füsse. *tr* Lungen. *c* Schwanzartiger Körperanhang. (Nach BLANCHARD.)

Am reichsten ist die Gliederung des Nervensystems der Scorpione. Das wenig entwickelte Kopfganglion sendet zwei kurze Commissuren zur Bauchkette, die aus 8 Ganglien besteht. Das erste davon ist durch seine Grösse ausgezeichnet und erscheint dem einzigen grossen Ganglion im Cephalothorax der Spinnen homolog. Es gibt, wie dort, den Fussnerven Ursprung und muss somit ebenfalls aus mehreren hervorgegangen sein. Die drei nachfolgenden Ganglien sind noch im Cephalothorax gelagert, und die vier letzten, weit auseinander gerückten, treffen für die Metameren des Schwanzes.

Bei den Galeoden und Phryniden wie bei den Araneen ist die Ganglienkette durch ein grosses Bauchganglion vertreten, welches (Fig. 130. *i*) besonders bei den Spinnen von strahliger Gestalt die Nerven der ventralen Gliedmassen und ausserdem noch zwei ins Abdomen verlaufende, bei den Galeoden nach den Metameren des Abdomens verzweigte Nervenstämme entsendet.

Bei allen diesen Abtheilungen gibt das meist deutlich paarige, und bei den Galeoden (Fig. 130. *s*) besonders ansehnliche Gehirnganglion die Nerven für die Augen ab, und dicht neben den Sehnerven entspringen bei den Spinnen die Nerven der Klauenfühler, deren Bedeutung als metamorphosirte Antennen damit hervortritt.

Eine vollkommene Concentration aller Centraltheile des Nervensystems zeichnet die Acarinen aus, bei denen die meist nur wenig entwickelten Gehirnganglien sogar nur durch eine Commissur vertreten sein können. Das ansehnliche, einen einzigen Knoten bildende Bauchmark zeigt noch manchmal Spuren einer Gliederung in der Vertheilung der Ganglienzellen und faserigen Elemente und schickt ringsum Nerven ab.

Auf Verminderung der Ganglienzahl in Folge einer Reduction der Körpersegmente beruht das einfache Verhalten des Nervensystemes der

Pycnogoniden, deren Gehirn durch kurze Commissuren mit dem aus vier Ganglienpaaren gebildeten Bauchmarke verbunden ist.

§ 199.

Bei den Insecten erscheint eine, der ursprünglichen gleichartigen Gliederung des Körpers entsprechende Form im Anfange der Ontogenie, und alle späteren Bildungen des Nervensystems sind aus dieser entstanden. Der Bauchstrang durchzieht mit gleichmässig von einander entfernten Ganglien in der Regel die ganze Länge des Thieres, so dass sein letztes Ganglion im letzten Körpersegmente liegt. Dies Verhalten entspricht der in diesen Stadien vorhandenen Gleichwerthigkeit der Metameren und deutet auf eine Vererbung aus einem niederen Zustande, wie er bei Myriapoden bleibend getroffen wird. Erst bei dem Uebergange des Insects aus dem Larven-

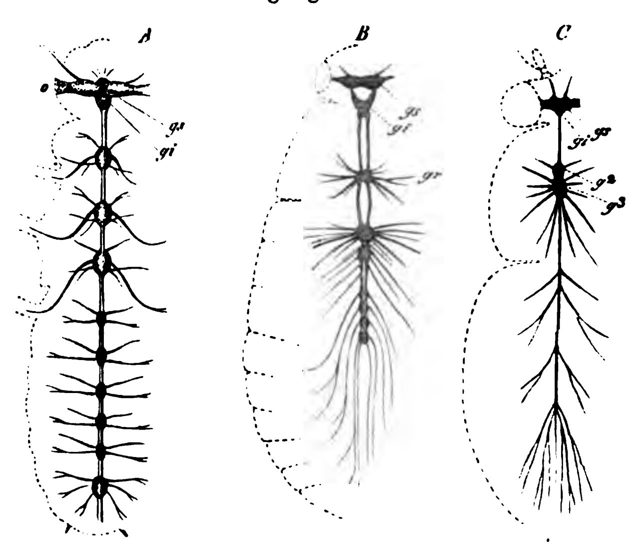


Fig. 131. Nervensystem von Insecten. *A* von Termes (nach Lespès). *B* eines Käfers (Dytiscus). *C* einer Fliege (nach Blanchard). *gs* Oberes Schlundganglion (Gehirnganglion). *gi* Unteres Schlundganglion. *gr* g^2 g^3 Verschmolzene Ganglien des Bauchmarks. *o* Augen.

zustande in den vollkommenen treten Aenderungen auf. Die Ausbildung einzelner Metameren, die innige Vereinigung anderer zu grösseren Körperabschnitten, die bedeutendere Entfaltung der nur an wenigen Metameren fortbestehenden Gliedmassen und die damit in Zusammenhang stehende mächtigere Muskulatur an jenen, sowie zahlreiche untergeordnetere Einrichtungen, müssen mit den Umwandlungen des Nervensystems in Wechselwirkung gedacht werden. Der Verminderung der Ganglienzahl durch Verkürzung der Längscommissuren und die damit auftretende Verschmelzung einzelner Ganglien ruft eine Verkürzung des gesammten Bauchstrangs hervor. Bei der Selbständigkeit,

welche der Kopf des Insects den übrigen Segmenten gegenüber behält, bleibt auch das erste in den Kopf gebettete, ursprünglich aus dreien bestehende Ganglion [unteres Schlundganglion (Ganglion infraoesophageum)] des Bauchmarks ausser Betheiligung bei den die übrigen Ganglien betreffenden Concrescenzen, und nur in selteneren Fällen — bei durch Parasitismus verkümmerten Insecten — findet eine Vereinigung auch dieses Ganglions mit dem übrigen Bauchmarke statt.

Das Gehirnganglion (Fig. 131 *A B C gs*) zeigt fast immer deutliche Scheidung in zwei Hälften, deren jede wieder aus einzelnen kleineren, oft complicirt gebauten Ganglienmassen sich zusammensetzt. Die ursprünglich paarigen Ganglien des Bauchmarks gehen meist innige Verbindungen ein. Dagegen erhalten sich die Längscommissuren, auch bei dichter Aneinanderlagerung, doppelt. Eine Scheidung des Bauchstranges in einen oberen und unteren Abschnitt entspricht einer functionellen Differenzirung.

Das erste Ganglion des Bauchmarks (G. infraoesophageum) entsendet Fäden für die Mundorgane. Die darauf folgenden drei Thorakal-Ganglien geben vorzugsweise die Nerven für die Gliedmassen — Füsse und Flügel — ab, und ergeben sich demgemäss von bedeutenderer Grösse. Dagegen sind die übrigen Ganglien in der Regel unansehnlich, und nur das letzte erscheint entsprechend seiner Beziehung zu dem Geschlechtsapparate ansehnlicheren Umfanges.

Schon bei den Apteren bieten sich ziemliche Verschiedenheiten dar, denn die Thysanuren lassen 11 Bauchganglien (Lepisma) erkennen, indess bei den Collembolen nur 3—4 solcher vorhanden sind. Die letzte Strecke des Bauchstranges scheint bei manchen (Orchesella, Achorutes) einen Complex von Ganglien vorzustellen.

Bezüglich der Pterygoten ist für die einzelnen Ordnungen hervorzuheben, dass die Pseudoneuroptera die geringsten Veränderungen darbieten. Ihr Bauchmark durchzieht die Länge des Körpers, und ausser den drei Thorakalganglien sind noch 5—9 Abdominalganglien vorhanden. (Vergl. Fig. 131. *A*.) Daran schliessen sich die Orthopteren mit 5—7 Abdominalganglien.

Grosse Verschiedenheit bieten die Coleopteren dar. Bei den einen erstreckt sich das Bauchmark bis zum Ende des Abdomens, zuweilen mit 8 einzelnen Ganglien (z. B. bei Cerambyciden, Carabiden u. a.), bei anderen dagegen sind nicht blos die 3 Ganglien des Brustabschnittes durch zwei dargestellt, indem das zweite und dritte verschmolzen, sondern es sind auch die abdominalen Ganglien zu einer Masse verbunden, die dem vorhergehenden Ganglion unmittelbar folgt (Curculioniden und Lamellicornier). Zwischen diesen die Extreme repräsentirenden Zuständen finden sich bei anderen Familien vielerlei Verbindungsglieder vor. Bei den Hymenopteren treffen wir meist eine Reduction der Thorakalganglien auf zwei, wogegen der abdominale Theil des Bauchstranges häufig fünf oder sechs getrennte Ganglien

aufweist. Diese reduciren sich jedoch bei vielen auf 4—3, ja sogar bis auf eines. Der abdominale Theil des Bauchmarks rückt bei den Hemipteren in den Thorax und wird hier durch eine Ganglienmasse dargestellt, die mit den gleichfalls einfachen Thorakalganglien bald durch eine kürzere, bald durch eine längere Commissur verbunden ist. Die für das Abdomen bestimmten Nerven nehmen demnach einen längeren Verlauf und bilden zwei vom letzten Ganglion entspringende Längsstämme. Eine ähnliche Verschiedenheit der Ganglienzahl des Bauchmarks herrscht bei den Dipteren, unter denen die primitivsten Verhältnisse bei Pulex bestehen: 3 Thorakal- und 7—8 Abdominalganglien. Sonst ist eine bedeutende Reduction durch Verschmelzung bald der Thorakal- bald der Abdominal-Ganglien bald an beiden die Regel (Fig. 131. *C*). Daran schliesst sich die völlige Verschmelzung des Bauchmarks zu einem einzigen länglichen Knoten bei den schmarotzenden Pupiparen. Aehnliches bietet sich bei den Strepsipteren dar. Was die Lepidopteren betrifft, so besteht hier grössere Einförmigkeit, indem sowohl bei den Larven eine constante Ganglienzahl sich trifft, wie auch bei der Umwandlung in den Schmetterling der gleiche Modus der Verschmelzung im Wesentlichen überall zu herrschen scheint.

§ 200.

Das Eingeweidenervensystem der Arthropoden lässt bei grosser Mannichfaltigkeit im Einzelnen doch manche gemeinsame Einrichtung wahrnehmen. Unter den Crustaceen treten Nervenfädchen von der Schlundcommissur zum Darme oder es ist das Bauchmark, von dem ein Nerv zum Darmcanal tritt. (Bei Astacus aus dem letzten Ganglion.)

Auch bei den Arachniden sind es theils vom Gehirn, theils von den Bauchganglien abgehende Nerven, welche zum Darme verlaufen, bei Opilioniden sind die hinteren mit zahlreichen Ganglien ausgestattet.

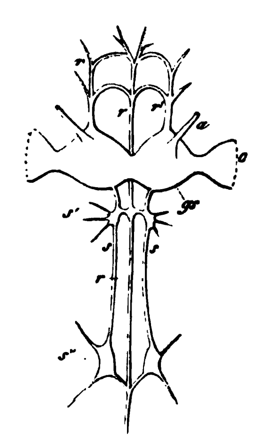


Fig. 132. Oberes Schlundganglion, nebst Eingeweidenervensystem eines Schmetterlings (Bombyx Mori). *g s* Oberes Schlundganglion (Gehirn). *a* Fühlernerv. *o* Sehnerv. *r* Unpaarer Stamm des Eingeweidenervensystems. *r'* dessen Wurzeln aus dem oberen Schlundganglion. *s* Paariger Nerv mit seinen Ganglienanschwellungen *s' s''*. (Nach Brandt.)

Bei den Insecten und Myriapoden ist die Scheidung des Eingeweidenervensystems in mehrere Abschnitte allgemeiner erkannt, weshalb wir dieses Verhalten vollständiger anführen. Der eine bildet das sogenannte paarige System, welches aus zwei vom Gehirnganglion nach hinten zur Seite des Oesophagus verlaufenden Stämmchen besteht, durch die jederseits eine einfache Ganglienkette (Fig. 132. *s' s''*)

gebildet wird. Die Zahl dieser Ganglien wechselt, und wegen ihrer plexusartigen Verbindung mit dem unpaarigen Systeme ist es oft schwer zu entscheiden, welche davon dem einen oder dem anderen Systeme angehören. Das unpaarige System (*r r'*) hat seinen Ursprung in einem vor dem Gehirn liegenden, mit diesem in ein- oder mehrfacher Verbindung stehenden Ganglion. Von demselben verläuft ein stärkerer Nerv (*r*) rückwärts über den Oesophagus bis zum Magen herab und bildet mit den Zweigen des paarigen Abschnittes ein Geflechte, aus dem die benachbarten Theile, vorzüglich jene des Verdauungsapparates, versorgt werden. In manchen Insecten bildet jener Nerv (N. recurrens) ein einziges Ganglion (Käfer und Orthopteren), bei anderen mehrere (Schmetterlinge).

Mit diesen Geflechten steht noch ein anderes System von Nervenstämmchen in Verbindung, welches vorzüglich für die grösseren Tracheenäste und die Muskulatur der Stigmen bestimmt ist. Diese Einrichtung kommt durch ein auf der Oberfläche der Bauchkette verlaufendes Nervenfädchen zu Stande, welches sich vor jedem Ganglion gabelförmig in zwei Aeste spaltet (Nervi transversi accessorii). Die Aeste nehmen von dem oberen Strange der Bauchkette Nervenzweige auf und verlaufen theilweise nach aussen zu den Tracheenstämmen und der Muskulatur der Stigmen, theilweise nach hinten, wo sie in der Mitte zusammentreffen, um am nächsten Ganglion wieder in gleicher Weise sich zu verhalten.

Sinnesorgane.

Tastorgane.

§ 201.

Die Sinnesorgane der Arthropoden schliessen sich grösstentheils an jene der Würmer an. Nur wenige lassen keine solche Verbindung erkennen und sind als erst innerhalb dieser Abtheilung zu Stande gekommene Einrichtungen anzusehen. Die panzerartige Körperdecke der meisten Arthropoden ruft zur Vermittelung der Tastempfindung besondere Apparate hervor, deren Formelemente mit Ganglienzellen verbundene stäbchenförmige Nervenendigungen vorstellen. Diese Ganglienzellen sind allgemein aus dem Ectoderm hervorgegangene Bildungen, und nicht selten ist der ganze Apparat in seiner primitiven Lage vorhanden.

An den verschiedensten Stellen des Körpers verbreitet, bilden diese Endorgane indifferente Sinneswerkzeuge, die an bestimmten Theilen sich zu Tastapparaten gestalten. Vergl. Fig. 133. Solche Organe sind vorzüglich an Gliedmassen vertheilt, und lassen dort stäbchenförmig vorragende Endigungen erkennen.

In der Abtheilung der Crustaceen sind diese Taststäbchen in grosser Verbreitung erkannt worden, und zwar nicht blos an Antennen, besonders der niedern Crustaceen, sondern ebenso auch an andern An-

hangsgebilden des Körpers. Bei Myriapoden und Insecten sind Taststäbchen an den Antennen, bei den letzteren auch an den Tarsalgliedern der Füsse anzutreffen.

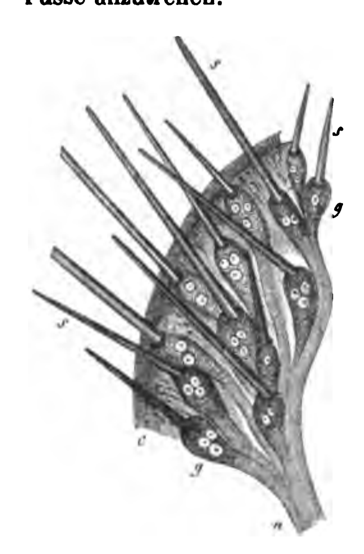


Fig. 133. Nervenendigung mit Taststäbchen vom Rüssel einer Fliege (Musca) n Nerv. g Ganglionäre Anschwellung. s Taststäbchen. c Feine Härchen der Cuticula. (Nach LEYDIG.)

Ausser diesen Taststäbchen finden sich an den Antennen von Krustenthieren und Insecten noch besondere den Taststäbchen ähnliche Gebilde, zuweilen von bedeutender Ausdehnung vor, die auf dieselbe Weise wie die Taststäbchen mit Nerven versorgt werden. Bei den Crustaceen finden sie sich nur an dem inneren (vordern) Antennenpaare. Bei den Insecten sind sie weit kürzer und von konischer Gestalt. Die Localitäten ihres Vorkommens, sowie der Umstand, dass sie von längeren indifferenten Borsten überragt werden, oder in Vertiefungen sitzen, macht es wahrscheinlich, dass diesen Organen eine andere Verrichtung zukommt, wobei an eine Geruchswahrnehmung, oder doch an eine dieser nahe stehende Empfindung gedacht werden kann. Somit würden also die Antennen durch Differenzirung besonderer Nervenendigungen eine mehrfache Function verrichten, und nicht blos dem Tastsinne vorstehen.

Hörorgane.

§ 202.

Hörorgane sind bei den Arthropoden nur in beschränkter Weise bekannt geworden, indem man bei den Myriapoden und Arachniden jede Spur davon vermisste, bei Krustenthieren und Insecten dagegen nur in einigen Abtheilungen solche Organe nachweisen konnte, die zur Schallempfindung geeignet erscheinen.

Es sind vorzüglich zwei Organformen, welche sich streng nach dem Medium, in dem die Thiere leben, vertheilen. Die eine Form findet sich bei Krustenthieren und besteht aus einem sackartigen, durch eine Einstülpung des Integumentes gebildeten Raume, der entweder offen bleibt, oder sich schliesst. Diese Hörblasen liegen bei den meisten höhern Krustenthieren am Basalgliede der inneren Antennen. So bei Leucifer, Sergestes und anderen Malacostraken, und auch bei Arthrostraken (Hyperiden) ist das Bestehen eines vor dem Gehirn gelagerten Paares dieser Organe nachzuweisen. Sie kommen auch als secundäre Bildungen an

anderen Körpertheilen vor. So liegen sie bei den Mysiden in den beiden inneren Lamellen des Schwanzfächers. In den Hörblasen finden sich feste Gebilde, Otolithen, vor, welche bei den geschlossenen Hörblasen (bei Mysis und Hippolyta) aus einem Concremente bestehen, welches von feinen, in regelmässiger Weise angeordneten Härchen festgehalten wird. Bei den offenen, unter den Decapoden sehr verbreiteten, aber auch den Scheerenasseln (Tanais) zukommenden Hörblasen finden sich manche Complicationen in der Ausmündung. Die Stelle der Otolithen wird hier durch von aussen eingebrachte Sandkörnchen vertreten, welche von bestimmten von der Hörblasenwand entspringenden Haaren in regelmässiger Weise befestigt werden. Diese sind andern Haaren des Integumentes ähnlich, aber dadurch ausgezeichnet, dass ihr Schaft nur indirect mit dem Boden der Hörblase verbunden ist, indem er grösstentheils auf einem zarten membranösen Vorsprunge steht, zu welchem Endigungen von Nerven treten. Sie stimmen dadurch mit den stäbchenförmigen Fortsätzen überein, welche bei den Mysiden den Otolithen tragen, denn auch zu diesen tritt der Nerv. Der Hörnerv ist bei den Vorgenannten ein Zweig des innern Antennennerven, wo die Hörblase der inneren Antenne eingebettet ist. In den beiderlei Bildungen finden sich somit Endapparate von Nerven vor, welche durch Erschütterungen des von ihnen getragenen festen Körpers (Otolithen) in Schwingungen versetzt werden, und dadurch eine Nervenerregung vermitteln.

Die Gesammteinrichtung dieser merkwürdigen Apparate zeigt uns die Genese der Hörorgane aus einer Differenzirung mit dem Integumente verknüpfter indifferenter Empfindungsorgane. Die Hörhaare sind nur Modificationen anderer, Nervenendigungen bergender »Haare« des Integuments, wie sie auch an freien Körperstellen vorkommen können (Taststäbchen). Die Bildung der ungeschlossenen Hörblasen oder der »Hörgruben« repräsentirt dann eine zweite Stufe jener Differenzirung, und in der Umwandlung in eine geschlossene Blase ist für diese Erscheinung ein ferneres Stadium ausgedrückt.

Hensen, Zeitschr. f. wiss. Zool. XIII.

§ 203.

Die andere Form von Hörorganen ist bei Insecten bekannt. Vorzüglich sind es die auch mit Stimmorganen begabten Orthopteren, die ein Organ zur Aufnahme von Schalleindrücken erkennen lassen. Die allgemeine Einrichtung besteht in einer trommelfellartig an einem festen Chitinring ausgespannten Membran, mit der einen Fläche nach aussen, mit der anderen nach innen gekehrt. An der Innenfläche lagert eine Tracheenblase, und auf dieser oder auch zwischen ihr und dem »Tympanum« findet eine ganglionäre Nervenausbreitung statt, von welcher eigenthümlich modificirte Nervenendigungen in Gestalt kleiner keulenförmiger Stäbchen mittelst feiner Fäden entspringen. Sowohl das Tympanum als die Tracheenblasen

dienen als schallleitende Organe. Die percipirenden Organe werden durch die in bestimmter Anordnung gelagerten Nervenendigungen vorgestellt. Bei den Acridiern liegt das Organ im Metathorax dicht über der Basis des dritten Fusspaares und empfängt seinen Nerv vom dritten Brustganglion. Die Locustiden und Achetiden besitzen das Organ in den Schienen der beiden Vorderfüsse verborgen. Bei den ersteren liegt auf beiden Seiten des genannten Fusses ein Tympanum, entweder oberflächlich oder im Grunde einer Höhlung, die vorne mit einer einzigen Oeffnung ausmündet. Den Raum zwischen beiden Tympanis nehmen zwei Tracheenstämme ein, von denen einer den Nervenendapparat in Gestalt einer Leiste trägt. Bei Locusta wird diese Hörleiste von einer Reihe gegen das eine Ende zu allmählich kleiner werdender Zellen gebildet, deren jede ein entsprechend grosses »Stäbchen« umschliesst. An der äussern Seite der Vorderbeinschienen liegt das Tympanum der Achetiden.

An diese in ihrem ganzen Baue als Hörwerkzeuge sich darstellenden Organe reihen sich andere, deren Natur minder sicher bestimmt ist. Das Vorkommen derselben stiftartigen Körper in den Endigungen von Nerven lässt auch diese Organe wenigstens den Hörapparaten beizählen, sowie auch in der ganglionären Ausbreitung der bezüglichen Nerven längs eines Tracheenstammes eine Verwandtschaft ausgesprochen ist. Die Nervenenden richten sich gegen das Integument, dessen Chitinschichte anstatt eines Tympanums stets dichte Gruppen von feinen Porencanälen besitzt. Diese Organe sind bis jetzt in der Wurzel der Hinterflügel von Käfern, sowie an der Schwingkolbenbasis von Dipteren nachgewiesen.

Beide Formen von Gehörorganen der Arthropoden sind zwar im Einzelnen ihrer Ausführung von einander bedeutend verschieden, allein es besteht dennoch ein Zusammenhang, indem in beiden Fällen die chitinogene Zellenschichte die Trägerin abgibt für die eigenthümlichen Endorgane, welche bei den Crustaceen mit Fortsätzen des Integuments, den Hörhärchen, in Verbindung treten, indess sie bei den Insecten, jene Stiftchen ausbildend und damit in anderer Richtung differenzirt, innerhalb des Hautskelets und ohne Beziehungen zu Fortsätzen desselben verharren. Aus der Verschiedenheit der Localität dieser Organe geht sowohl der Mangel einer Homologie hervor, als auch die Entstehung complicirterer Organe aus einer allgemeiner im Integumente verbreiteten Anlage.

Leydig, Arch. f. Anat. u. Phys. 1855. — Graber. V., Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschr. d. Wiener Acad. M.N.Cl. Bd. XXXVI.

Sehorgane.

§ 204.

In den Sehorganen der Arthropoden treffen wir Anknüpfungen an gewisse Formen des Auges bei Würmern, an jene nämlich, wo eine Summe von Endapparaten der Sehnerven unmittelbar unter dem Integumente sich fand (Sagitta, Hirudineen u. a.). Dagegen fehlt dieser An-

schluss gerade zu den ausgebildeteren Augen der Anneliden, die durch eine selbständige Linse sich auszeichneten (§ 125). Wie sonst ist auch hier das Integument die Stätte der Differenzirung des Sehorgans, dessen Zusammensetzung aus den Bestandtheilen des ersteren sich an dem nebenstehenden, allerdings nicht mehr den einfachsten Zustand repräsentirenden Schema erläutern lässt. Die Cuticularschichte des Integumentes bildet über dem Auge eine biconvexe Verdickung (*l*), die als ein lichtbrechendes Organ, aber auch als Schutzorgan, somit als Cornea-Linse fungirt. Hinter dieser Linse liegt, aus einer Hypoderm-Strecke (*h*) hervorgegangen, das Auge. In der Umgebung desselben bieten die länger gewordenen Hypodermzellen eine andere Stellung dar und gehen in Pigmentzellen (*p*) über. An diese schliesst sich der Augenbecher an, in welchen zunächst an die Pigmentzellen sich anreihende helle Zellen vorragen (*g*). Sie repräsentiren einen Glaskörper. Diesen reihen sich endlich die eine Art Retina vorstellenden Zellen (*r*) an, welche mit dem Sehnerven (*c*) in Zusammenhang stehen, nach aussen aber, gegen die hintere Fläche der Linse, convergiren und daselbst verschiedenartige Differenzirungen eingehen. Glaskörper, Pigmentzellen und »Retina« sind somit in continuirlichem Zusammenhang mit der Ectodermschichte (Hypoderm) erkennbar, sind ebenso Differenzirungen derselben, wie die Cornea-Linse aus der wieder vom Hypoderm ableitbaren Cuticularschichte des Integumentes entstand. Die das Auge zusammensetzenden Elemente gehen mehrfache Differenzirungen ein. Aus den Retinazellen sondert sich meist im vorderen Ende ein eigenthümliches Gebilde, das »Stäbchen«. Bei Verbindung einer Anzahl solcher Zellen zu einem einheitlichen Apparate tritt dann auch an den Stäbchen eine Vereinigung ein, sie setzen ein besonderes in der Längsaxe einer Gruppe combinirter Retinazellen liegendes Gebilde, das »Rhabdom«, zusammen. Die zu je einer Rhadombildung verwendeten Retinazellen repräsentiren eine »Retinula«. Auch die Zellen des vor den Retinazellen sich lagernden Glaskörpers sind mannichfachen Modificationen unterworfen. Je Eine Gruppe bildet durch Ausscheidung einer glashellen stark lichtbrechenden Substanz einen sogenannten »Krystallkegel«, dessen Spitze gegen das Rhabdom gerichtet ist, indess die Basis sich dem Integumente, resp. der Cornea-Linse zukehrt.

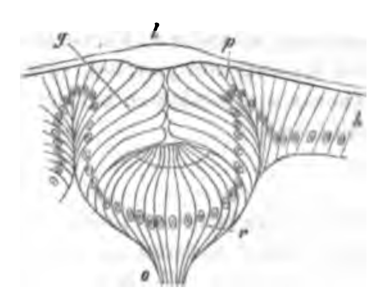


Fig. 134. Durchschnitt durch das einfache Auge einer jungen Dytiscus-Larve. (Nach GRENACHER.)

Durch verschiedenartige Ausbildung der einzelnen Theile, sowie durch mannichfaltige Combination derselben geht der grosse Reichthum hervor, welcher die Gliederthiere bezüglich des Sehorganes auszeichnet. Endlich sind zuweilen noch Muskelfasern an der Zusammensetzung des

Auges betheiligt, und scheinen einem Accommodationsapparat vorzustehen.

Diese Sehorgane bilden ein Attribut des Kopfes. Der Sehnerv entspringt vom Gehirnganglion. Rückbildungen des Organes bis zum völligen Schwinden sind in allen Abtheilungen vorhanden. Die Ausbildung von Sehorganen an anderen Körpertheilen, wie sie bei Anneliden bestand, ist in den Hintergrund getreten, so dass das Vorkommen augenartiger Organe an Thorax und Abdomen bei der Schizopodengattung Euphausia ein vereinzeltes ist.

§ 205.

Die einfachsten, in ihrem feineren Baue jedoch noch nicht genau gekannten Augen besitzen die Entomostraken. Jedes Auge scheint nur einen einzigen Krystallkegel zu besitzen, welcher in eine Pigmentmasse eingesenkt und meist vom Integumente entfernt ist. Zwei solcher meist unmittelbar dem Gehirne aufsitzender Augen sind für die Naupliusform der Entomostraken charakteristisch. Es sind zwei median verbundene Sehorgane, dicht aneinander gerückt, durch das zusammenhängende Pigment zu Einem Organe verschmolzen; wo sie nicht dem Gehirn selbst aufsitzen, trägt sie ein von diesem ausgehender medianer Fortsatz. Cirripedien und Rhizocephalen besitzen sie während des Larvenzustandes und letztere verlieren sie später. Bei vielen frei lebenden Copepoden ist das Auge bald mehr, bald minder deutlich in zwei geschieden. Ausser dem Larven-Auge findet sich dann noch jederseits ein anderes, grösseres vor. Dieses besitzt je einen einzigen meist beträchtlich grossen Krystallkegel, vor welchem ein entsprechender Abschnitt der Cuticularschichte des Integumentes eine linsenartige Bildung eingeht (Corycäiden). Das Vorkommen mehrerer Krystallkegel in jedem Auge bildet einen Uebergang zu einer complicirteren Augenform. Indem sich das über dem einfachen Augenpaar befindliche Integument in zwei den Krystallkegeln entsprechende Facetten verdickt, knüpft sich schon hier die Bildung von Cornealinsen an.

Neben dem medianen, zuweilen durch einen blossen Pigmentfleck dargestellten Auge besitzen die Cladocera und Phyllopoden noch zwei zusammengesetzte Augen; daraus kann geschlossen werden, dass das mediane, welches dem Auge des Nauplius entspricht, eine besondere Bildung vorstellt, die nicht in das bleibende Auge übergeht. Wahrscheinlich entspricht dieses »Larvenauge« einer ererbten Einrichtung.

Durch die Beweglichkeit und die unmittelbare Lagerung unter dem Chitinpanzer bilden die Augen der Branchiopoden Uebergänge zu jenen, wo der Chitinpanzer sich am optischen Apparate unmittelbarer betheiligt. Auch bietet die Einlagerung des Auges in einen stielartigen Fortsatz (Artemia und Branchipus) eine Anknüpfung an die stieläugigen Malacostraken dar.

Aus diesen Zuständen leiten sich zwei Typen der Sehwerkzeuge ab, welche in den höheren Abtheilungen der Crustaceen und bei den Tra-

cheaten die herrschenden werden. Je nachdem sich die den percipirenden Apparat vorstellenden Elemente der Retina zu einem einheitlichen, einfachen Organe zusammenfügen, oder solche Organe wieder als Theile einer complicirteren Bildung erkennen lassen, geben die als einfache Augen (Stemmata, Ocelli) oder als zusammengesetzte Augen unterschiedenen Sehorgane hervor. Dabei zeigt sich von Seite der Cuticularschichte des Integumentes eine verschiedengradige Betheiligung.

Das einfache Auge (Fig. 134) ist bei den Larvenformen von Insecten verbreitet, und zeigt sich jederseits am Kopfe meist in einer Mehrzahl. Bei den Thysanuren scheint diese Form zu persistiren. Ueber jedem Auge bildet die Chitinschichte eine Cornealinse. Bei vielen Insecten finden sich diese einfachen Augen mit den zusammengesetzten; sie sind zwischen diesen, meist zu zweien oder dreien auf der Stirnfläche angebracht und unterscheiden sich von den vorhin erwähnten durch die Zusammensetzung aus einer grösseren Anzahl von Retinaelementen, welche eine einfache Cornealinse überdeckt.

Bei den Myriapoden zeigen die am Kopfe in einer oder zwei Reihen stehenden Augen wechselnde Zahlenverhältnisse (4—8). Es scheint hier der Larvenzustand der Sehorgane der Insecten bleibend repräsentirt, doch fehlt nähere Kenntniss. Daran reihen sich wohl die Arachniden.

Sowohl in Lage als in Zahl ihrer Augen ergeben sich manche Eigenthümlichkeiten. Zwei grosse Augen sind bei den Scorpionen einander sehr nahe gerückt, und jederseits von ihnen lagert eine Gruppe (2—5) kleinerer Augen. Bei den Spinnen und Phryniden finden sich in der Regel 8, seltener 6 Augen am Vordertheile des Cephalothorax symmetrisch vertheilt, meist auch an Grösse verschieden, während die Opilioniden an derselben Stelle nur drei oder vier tragen, von denen die grösseren auf einer Erhabenheit des Cephalothorax stehen. Auch bei den Pycnogoniden nehmen vier Augen eine ähnliche Stelle ein. Dagegen reduciren sie sich bei vielen Milben auf zwei, ebenso bei den Tardigraden. Bei manchen parasitischen Milben sind sie vollständig verschwunden. Bezüglich des Baues ist für jedes Auge eine meist sehr mächtige Cornealinse hervorzuheben, hinter derselben findet sich eine den Glaskörper repräsentirende Zellenschichte, an welche die Retina sich anschliesst. Der innere Bau der letzteren zeigt bei den Araneen einen Dimorphismus, indem die nach vorne gerichteteten Augen von den aufwärts gekehrten verschieden sind. Die Retinazellen der ersteren umschliessen nämlich an ihrem vorderen Endstücke ein kleines, der Länge nach in zwei Hälften gesondertes Stäbchen (Epeira).

§ 206.

In den zusammengesetzten Augen ist der oben (§ 204) erwähnte Zusammentritt einer Anzahl (7—4) von Retinazellen zu einem das Rhabdom umschliessenden Gebilde der »Retinula« (Fig. 135 *C r*) charakteristisch. Aus solchen Retinulae, deren jede von Pigment umhüllt wird, com-

binirt sich das Auge. Vor der Retinula liegt der mehrtheilige Krystallkegel. In der Fig. *C* sind zwei solcher Gebilde dargestellt. Die Krystallkegel sind vor den Retinulae, hinter den Cornealinsen (*c*) unterscheidbar. Die ganze Einrichtung wird verständlich, wenn wir sie vom einfachen Auge ableiten. Eine Reduction der Retinaelemente des einfachen Auges lässt die Retinula hervorgehen, und eine allmähliche Concrescenz einer Summe einfacher Augen führt zur Bildung der zusammengesetzten. Solche Augen besitzt die Mehrzahl der Crustaceen. Bei den Cladoceren liegt das bewegliche Auge (Fig. 136 *o c*) in einer vom Integumente überwölbten Höhlung. Auch bei den Lämodipoden scheint die Cuticularschichte des Integuments keinen Theil an dem Aufbaue des Auges zu nehmen. Dagegen findet man bei den Phyllopoden eine den Krystallkegeln entsprechende Facettirung der Innenfläche der das Auge bedeckenden Cuticula. Die Isopoden zeigen ihr zusammengesetztes Auge noch aus einer Anzahl mehr von einander getrennter einfacher bestehend. Die engere Vereinigung einer Anzahl jener als Endapparate eines Sehnerven erscheinender Bildungen stellt einen nach aussen convexen Vorsprung dar, dessen Umfang mit der Zahl der »Retinulae« in Zusammenhang steht (Fig. 135). Die dem ganzen Auge gemeinsame Chitinhülle ist dann entweder oberflächlich glatt, und bildet nur jedem der Krystallkegel entsprechende Wölbungen nach innen zu, oder sie zeigt auch äusserlich jedem einzelnen Krystallkegel entsprechende Convexitäten oder doch Abgrenzungen der einzelnen Felder (*B*). (Facettirtes Auge der höheren Crustaceen und der Insecten.)

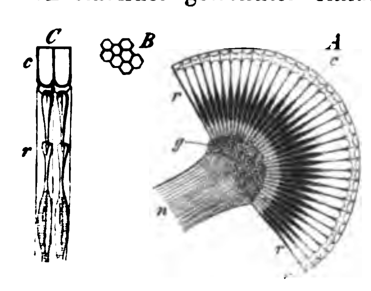


Fig. 135. *A* Schematischer Durchschnitt durch ein zusammengesetztes Arthropodenauge. *n* Sehnerv. *g* Ganglienanschwellung desselben. *r* Retinulae. *c* Facettirte Cuticularschichte, wobei jede Facette als Cornealinse erscheint. *B* Einige Hornhautfacetten von der Fläche gesehen. *C* Zwei Retinulae *r* mit ihren Cornealinsen *c*.

Die Zahl der ein solches Auge zusammensetzenden Elemente ist ebenso wie ihre Volumsentfaltung und die Gestaltung der einzelnen Verhältnisse zahlreichen Modificationen unterworfen. Die Krystallkegel scheinen jenem Auge bei den Crustaceen allgemein zuzukommen, dagegen findet sich bei vielen Insecten ein Persistiren der sonst die Krystallkegel differenzirenden Zellen (Krystallzellen), ohne dass Krystallkegel gebildet wären. Endlich besteht noch bei manchen der niedere Zustand der Retinula, in welchen dieses Gebilde noch seine einzelnen Zellen mit ihren Stäbchen erkennen lässt (Tipuliden). — Das aus der Wölbung entspringende Hervortreten der Augen am Kopfe kann zu einem Zustande führen, der das Auge gestielt erscheinen lässt. In einer fernern Ausbildung wird der Stiel beweglich (Podophthalmata).

Grenacher, H., Untersuchungen über das Arthropodenauge. Beilageheft zu den klin. Monatsbl. für Augenheilkunde. XV. Jahrgang.

Darmcanal.

§ 207.

Die Sonderung des Darmcanals der Arthropoden schliesst sich im Allgemeinen an die bei Würmern sich treffenden Verhältnisse an. Das Entoderm umschliesst das bei der ersten Differenzirung nicht verbrauchte Dottermaterial, welches mit der allmählichen Weiterentwickelung resorbirt wird. Die Entstehung von Mund und After sowie der damit verbundenen Darmstrecken lässt keine durchgreifende Uebereinstimmung wahrnehmen. Mit der vollständigen Differenzirung der Darmwand trifft sich der Nahrungscanal als ein die Länge der Leibeshöhle durchsetzendes, seltener auch Anpassungen an die Metameren des Leibes bietendes Rohr, das mit der ventral am Kopf gelegenen Mundöffnung beginnt und zu der in der Regel im letzten Metamer gelagerten Afteröffnung hinzieht. Der äussere Chitinüberzug des Leibes setzt sich sowohl in Vorder- wie in Enddarm fort und ist in dem vom Entoderm angelegten Mitteldarm durch eine weiche Cuticula vertreten. Um die Mundöffnung gruppiren sich die zu Kauwerkzeugen und anderen Apparaten umgewandelten Gliedmassen (§ 189), wozu noch ein vom Integumente gebildeter Vorsprung als Oberlippe tritt.

§ 208.

Der Darmcanal der Crustaceen zeichnet sich sowohl durch seinen geraden Verlauf, wie durch die geringe Complication seiner Abschnitte aus. Die Mundöffnung ist in ventraler Lagerung häufig weit nach hinten gerückt, so dass der von ihr beginnende Munddarm erst eine Strecke nach vorne verläuft, um mit knieförmiger Umbiegung sich rückwärts zu wenden. Der Endabschnitt des in der Regel engen, als Schlund oder Speiseröhre bezeichneten Vorderdarms stellt einen meist erweiterten Theil des Darmrohrs vor, der sich vom folgenden Mitteldarm scharf absetzt und bei Vielen einen zapfenartig in letzteren einragenden Vorsprung bildet. Die Wandungen dieses Abschnittes sind gewöhnlich stärker, und die Innenfläche ist häufig durch ein festes Chitingerüste ausgezeichnet, welches zahnartig gegeneinander gerichtete und durch Muskeln bewegliche Vorsprünge darbietet (Leisten, Stacheln, Borsten), welche aus der diesen Abschnitt auskleidenden Chitinhaut hervorgehen. Sie bilden einen zur Zerkleinerung der Ingesta dienenden Apparat und stempeln diesen Abschnitt zum K a u m a g e n. In der Regel ist der Kaumagen beträchtlichen Umfangs und erhält durch sein festes Gerüste eine regelmässige Gestalt. Am ansehnlichsten ist er bei den Decapoden entwickelt (Fig. 143 *v*). Bei den Entomostraken ist er wenig oder gar nicht ausgebildet, dagegen besitzen unter den Arthrostraken die Isopoden in dem kleinen Kaumagen ein ziemlich complicirtes Gerüste, von welchem auch bei Amphipoden (Gammarus) Andeutungen bestehen.

Der Mitteldarm (Fig. 136 *i*) bildet den an Länge beträchtlichsten Theil des Darmrohrs, sowie auch an ihm in Beziehung auf Weite und die Bildung von blindsackartigen Ausbuchtungen eine grosse Mannichfaltigkeit

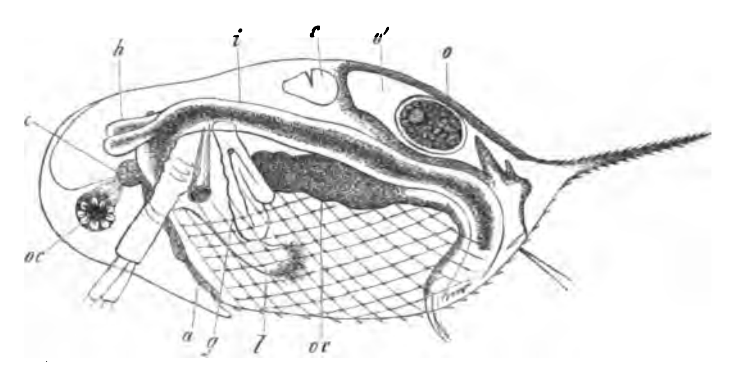


Fig. 136. Organisation einer Daphnia. *a* Tastantenne. *gs* Gehirn. *oc* Auge. *i* Darmcanal (Mitteldarm). *h* Blindschläuche am Anfang desselben. *g* Schalendrüse. *c* Herz. *l* Oberlippe. *ov* Eierstock. *o* Ein Ei in dem zwischen Körper und Mantel gebildeten Brutraume *o'* befindlich. (Nach Leydig.)

besteht. In manchen Fällen ist er von gleichmässigem Caliber, in anderen erscheint er vorne oder in der Mitte etwas erweitert (»Chylusmagen«), oder die Erweiterung ist über den gesammten Mitteldarm ausgedehnt (»Chylusdarm« der Isopoden).

Am Beginne des Mitteldarms finden sich bei Crustaceen aller Ordnungen blindsackartige Ausbuchtungen. Sie entstehen als paarige, selten unpaare Coeca. Unter den Copepoden nur in wenigen Gattungen vorhanden, sind sie bei den Branchiopoden verbreiteter, bald als ein einfaches Paar kurzer Blindschläuche (Fig. 136 *h*) auftretend (Daphniden), bald reicher verästelt (Argulus, Hedessa), oder in grösserer Anzahl vom Darme ausgehend und am Ende in drüsige Bildungen differenzirt (Apus). Dieselbe Erscheinung der Umwandlung an derselben Stelle gelagerter Darmcoeca in secretorische Apparate treffen wir bei den Malacostraken. Sie gehen in Organe über, die bei den Anhangsgebilden des Mitteldarms zu betrachten sind.

Der Enddarm bildet den kürzesten, meist engeren Abschnitt des Tractus intestinalis. Seltener ist er in seiner Mitte erweitert, und nur bei wenigen mit blinddarmartigen Anhängen versehen.

Die Function des Darmcanals beschränkt sich nicht bei allen Crustaceen auf die Verdauung. Bei einigen (Astacus, Limnadia, Daphnia) ist am Enddarme fast rhythmisch erfolgendes Aufnehmen und Ausstossen von Wasser beobachtet worden, so dass diesem Abschnitt noch eine respiratorische Thätigkeit zuzukommen scheint.

Bei manchen niederen Crustaceen erliegt der Darmcanal einer Rückbildung. Er schwindet bei den verkümmerten Männchen der parasitischen

Copepoden, wie einiger Cirripedien und allgemein bei den Rhizocephalen, wo die Ernährung durch andere Einrichtungen besorgt wird. (Vergl. oben S. 250.)

§ 209.

Unter den Protracheaten sind die drei Abschnitte des Darmrohrs deutlich gesondert, der Mitteldarm bildet den ansehnlichsten Theil davon, und erscheint durch Weite ausgezeichnet.

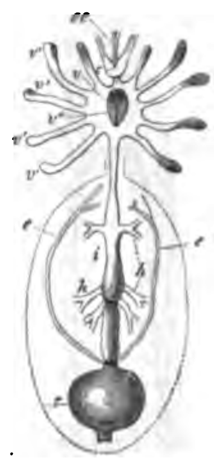


Fig. 137. Verdauungsorgane einer Spinne. *oe* Oesophagus. *c* Obere Schlundganglien (Gehirn). *v* Magen. *v'* Seitliche Fortsätze desselben. *v''* Nach oben gerichtete Anhänge. *i* Mitteldarm. *r* Cloakenartig erweitertes Endstück des Darms. *h h* Einmündungen der Leber in den Darm. *e* Harncanäle. (Nach Dugès.)

Das Darmrohr der Arachniden besitzt mit Ausnahme der rückgebildeten Formen eine reichere Gliederung. Der enge Munddarm (Fig. 137. *oe*) führt in einen meist langgestreckten Mitteldarm, dessen vorderster Abschnitt (*v*) in seitliche Blindsäcke ausstrahlt, die bei den Phryniden und Scorpionen fehlen sollen. Bei den Araneen erstrecken sie sich zu fünf Paaren (*v'*) nach der Basis der Beine und Taster. Vier Paare, davon die beiden letzten gabelig getheilt, laufen bei den Galeoden bis in die Gliedmassen (Füsse, Scheerenfühler und Palpen), bei den Pycnogoniden sich sogar fast durch deren ganze Länge erstreckend (Fig. 138. *b*). Der Binnenraum des Magens erhält durch diese Anhänge eine ansehnliche Vergrösserung.

Dieselben Blindsäcke treffen sich bei den Milben auf den Körper beschränkt, meist sind es deren acht, doch wird eine Minderung der Zahl häufig durch Verästelung der Coeca compensirt. Eine viel grössere Anzahl (gegen 30) besitzen die Opilioniden in mehreren Reihen geordnet, in denen ein mittleres Paar noch secundäre Anhänge trägt.



Fig. 138. Darm von Ammothoë pycnogonoides. *a* Magen. *b* Blindsäcke. (Nach Quatrefages.)

Der dem Magen folgende bald längere, bald kürzere Abschnitt des Mitteldarms erweitert sich im ersteren Falle meist gegen sein Ende zu und wird durch eine Einschnürung von dem fast immer erweiterten Enddarm abgesetzt. Letzterer ist von ansehnlicher Länge bei den Scorpionen, kürzer bei Galeodes, wo er einen Blindsack trägt. Auch bei den Araneen ist der Enddarm (Fig. 137. *r*) von ansehnlicher Weite, desgleichen bei den Milben.

§ 210.

Myriapoden und Insecten bieten in der Einrichtung ihres Verdauungsapparates in den Hauptzügen übereinstimmende Verhältnisse, die zugleich

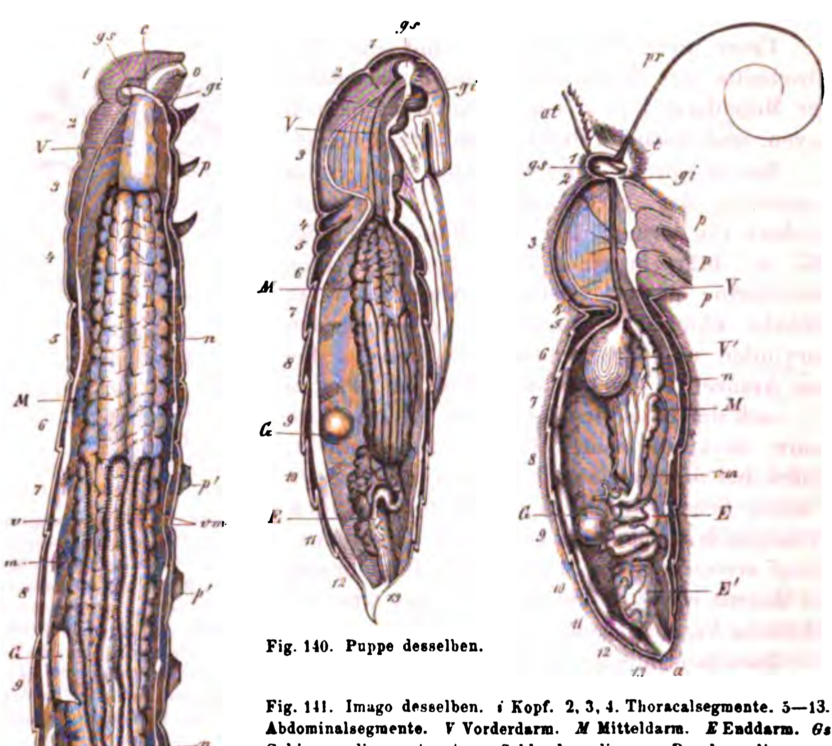


Fig. 139. Larve eines Schmetterlings (Sphinx ligustri) in seitlicher Ansicht mit Darstellung der inneren Organisation.

Fig. 140. Puppe desselben.

Fig. 141. Imago desselben. *i* Kopf. 2, 3, 4. Thoracalsegmente. 5—13. Abdominalsegmente. *V* Vorderdarm. *M* Mitteldarm. *E* Enddarm. *Gs* Gehirnganglion. *gi* unteres Schlundganglion, *n* Bauchganglion. *vm* MALPIGHI'sche Gefässe. *C* Herz. *G* Geschlechtsorgane. (Nach NEWPORT.)

näher an die bei Peripatus bestehenden sich anreihen lassen. Von den drei Darmabschnitten spielt der Vorderdarm bei der Verdauung nur eine vorbereitende Rolle, während die Hauptfunction dem Mitteldarm zukommt. Er bildet in der Regel den längsten Abschnitt, an dem zugleich die reichsten Differenzirungen auftreten.

In seinen einfacheren Formen durchzieht das Darmrohr in geradem Verlaufe die Leibeshöhle, und auch darin schliessen sich Myriapoden mit niederen Zuständen von Insecten zusammen. Bei den Myriapoden hat der Enddarm selten eine bedeutendere Länge, und zeigt sich dann in eine Schlinge gelegt. Noch seltener ist an

dieser Schlingenbildung auch der Abschnitt des Mitteldarms betheiligt (Glomeris).

Das in der Anlage allgemein bestehende einfache Verhalten persistirt nur in einzelnen Abtheilungen der Insecten, und geht bei den meisten in eine grosse Mannichfaltigkeit von Formzuständen der einzelnen Abschnitte über, welche Veränderungen in der Regel an den Eintritt des Imagozustandes geknüpft sind. Diess gründet sich auf die damit beginnende grössere Divergenz der äusseren Lebensverhältnisse.

Von bedeutendstem Einflusse auf die allgemeine Gestaltung des Darmcanals erscheint auch hier die Lebensweise, und es ist, wie sonst noch vielfach im Thierreiche, bei den Pflanzenfressern häufig eine grössere Länge des Darmrohrs vorhanden, als bei jenen, die von animalischen Stoffen sich nähren. Ein anderes in Betracht kommendes Moment bietet die Beschaffenheit der Nahrungsstoffe, wir treffen demnach einfachere Darmbildungen bei Insecten, die von Flüssigkeiten sich nähren, während feste Substanzen Verzehrende eine grössere Complication bieten.

Diese Verhältnisse treten am auffallendsten bei der Vergleichung des Darmrohrs von Insectenlarven mit jenem ausgebildeter Insecten hervor, wir sehen z. B. eine Raupe (Fig. 139) mit einem weiten, den Körper gerade durchziehenden Darmrohr ausgestattet, und diese Einrichtung der ungeheuern Masse täglich verzehrten Materiales angepasst, während der nur wenig und flüssige Nahrung aufnehmende Falter ein zwar längeres, aber viel schmächtigeres Darmrohr besitzt (Fig. 141).

Ausserdem ergibt sich hiebei eine Aenderung der Verhältnisse der einzelnen Darmabschnitte. Während der Mitteldarm im Larvenzustande in der Regel der mächtigste Abschnitt ist, tritt er allmählich zurück, und in demselben Maasse gewinnt der Enddarm an Länge. Dabei ändert sich der gerade Verlauf des Darmrohrs. Das Längerwerden der einzelnen Abschnitte ruft Krümmungen des die Länge der Leibeshöhle übertreffenden Darmrohrs hervor, die bis zu vielfachen Windungen führen können. Diese treffen auf Mittel- und Enddarm, indess der Munddarm am beständigsten den ursprünglichen Verlauf behält. (Vergl. Fig. 139—141.)

Mit diesen Differenzirungen verbinden sich neue an den einzelnen Abschnitten und verwischen häufig deren Grenzen. Der Mitteldarm unterscheidet sich vom Munddarm durch seinen Drüsenbesatz, und wo letzterer Anhänge oder Ausbuchtungen zeigt, dienen sie zur Aufnahme und zur ferneren Zerkleinerung der Nahrung, im letzteren Falle die Bildung eines Kaumagens wiederholend. Der Enddarm charakterisirt sich endlich durch die in ihn mündenden Malpighi'schen Gefässe.

Plateau, F., Rech. sur la phénom. de la digest. et sur la structure de l'appareil digest. chéz les Myriapodes. Mem. Acad. Belg. XLII.

§ 211.

Den einfachsten, von der Larvenform am wenigsten sich entfernenden Zustand bietet der Darm der Thysanuren sowie der meisten Pseudo-

Neuropteren und Neuropteren dar, von denen einige (Panorpa) eine Erweiterung am Ende des Vorderdarmes als Kaumagen besitzen. Ein solcher (Fig. 142 *A v*) zeichnet auch die Orthopteren aus und trägt auf seiner Innenfläche Längsreihen fester Chitingebilde. Er kommt ferner bei Coleopteren (Carabiden, Cicindelen, Dytisciden etc.) vor, Borsten und leistenartige Vorsprünge tragend. Auch manche Hymenopteren (Formica, Cynips) besitzen ihn, ja sogar Larven von Dipteren.

Eine andere Differenzirung des bei manchen (Hemipteren) überaus kurzen Vorderdarmes besteht in einer Erweiterung desselben, die bald allseitig, bald nur einseitig vorkommt. Sie dient bei einer Betheiligung der ganzen Circumferenz des Oesophagus als Kropf (Jugluvies) (*i*), der sich bei vielen Käfern und bei Orthopteren vorfindet. Diese Ausbuchtung des Vorderdarmes trifft sich bei Hymenopteren (Wespen, Bienen) verbreitet, fungirt aber hier als ein Saugapparat und leitet damit zu einer Bildung über, die sich bei anderen Insecten als Saugmagen verbreitet findet. Derselbe stellt einen dem Verlaufe oder dem Ende des Munddarmes angefügten blasenförmigen, dünnwandigen Anhang vor, der bei Lepidopteren unmittelbar (Fig. 141 *V'*), bei Dipteren mittelst eines kürzeren oder längeren Stieles ausmündet (Fig. 142. *B*, *vs*). Auch bei den Hymenopteren trifft sich die Bildung eines selbständigen, gestielten Saugmagens (Crabro). Bei den Hemipteren scheint derselbe durch eine oft mehrfach ausgebuchtete Erweiterung des Vorderdarms vertreten zu sein (Wanzen).

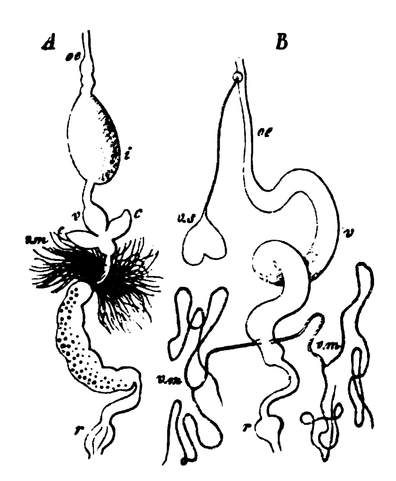


Fig. 142. *A* Verdauungscanal der Feldgrille, *B* einer Fliege. *oe* Oesophagus. *i* Kropfartige Anschwellung desselben. *v* Magen. *c* Anhänge desselben. *r* Enddarm. *vm* MALPIGHI'sche Canäle.

Der Mitteldarm (»Chylusmagen«) bietet nicht minder mannichfaltige Zustände. Bei vielen Käfern ist er in seiner ganzen Länge oder auch an einzelnen Abschnitten mit kurzen Schläuchen besetzt, die man als »Drüsen« bezeichnet. An seinem Anfange treffen sich zuweilen blindsackartige Ausstülpungen besonders bei Orthopteren, auch bei einzelnen Familien der Dipteren. Bei den letzteren ist er meist seiner grösseren Länge entsprechend in Windungen gelegt (Fig. 142 *B v*). Dasselbe zeigt sich an dem langen Mitteldarm einiger Käfer (z. B. Melolontha), der Bienen und Wespen und vieler Hemipteren, bei denen neue Abschnitte an ihm sich sondern.

In manchen Fällen ist der Mitteldarm blind geendigt und entbehrt des Zusammenhanges mit einem Enddarm. Dies trifft sich bei den Larven der Bienen und Wespen, der Ichneumonen, mancher Dipteren u. a. m.

Der **Enddarm** bildet bei den Insecten mit gerade verlaufendem Darme den kürzesten Theil desselben. Er ist sehr häufig in zwei Abschnitte getrennt, von denen der zweite eine Erweiterung bildet (»Rectum«) (Fig. 142 *A B r*). Bei Käfern (z. B. Dytiscus) erscheint der engere Vordertheil des Enddarmes von beträchtlicher Länge, auch bei manchen Orthopteren, wo sich eine grössere Anzahl von verschieden weiten Abschnitten wahrnehmen lässt; am längsten endlich ist er bei den Cicaden, bei allen diesen in Windungen gelegt. Da bei manchen die dem Enddarm angehörigen MALPIGHI'schen Gefässe sehr weit vorne ausmünden, gewinnt es den Anschein als ob der Enddarm zum Theile in den Mitteldarm übergegangen sei, wenn nicht dieser Befund besser als Reduction des Mitteldarms gedeutet wird.

Das erweiterte Endstück dieses Darmtheiles wird bei einer grossen Anzahl von Insecten durch papillenartig nach innen vorspringende Wülste ausgezeichnet, in denen reiche Tracheenverästelungen stattfinden. Bei den im Wasser lebenden Larven der Libellen bietet derselbe Abschnitt zahlreiche in Längsreihen geordnete Blätter mit dichten Tracheenverzweigungen. Die Lamellen fungiren bei dem durch Oeffnen und Schliessen des Afters erfolgenden Ein- und Ausströmen von Wasser als Athemapparat. (Vergl. Fig. 150 *B C*.) Zwischen diesen Tracheenkiemen und den papillenartigen Vorsprüngen des Enddarmes kommen mehrfache Uebergangsformen (bei Phryganeenlarven) vor, so dass hier homologe Bildungen zu erkennen sind.

PLATEAU, F., Rech. sur les Phénomènes de la digest. chez les Insectes. Mém. Acad. Belg. XLI.

Anhangsorgane des Darmcanals.

1) Anhangsorgane des Munddarms.

§ 212.

Am Darmcanale der Arthropoden sind an verschiedenen Abschnitten Drüsenorgane gesondert. In den Vorderdarm führende, als **Speicheldrüsen** bezeichnete Drüsen scheinen bei den Crustaceen nur wenig ausgebildet. Es sind Gruppen einzelliger Drüsen in verschiedenen Abtheilungen bekannt. Dagegen finden wir sie in grosser Verbreitung bei den Tracheaten, bei denen sie sogar differente Functionen besitzen können. Doch bestehen über das Verhalten ihrer Mündung bis jetzt noch wenig sichere Angaben. In wiefern sie am Munde selbst sich öffnen, oder mit dem Vorderdarm verbunden sind, ist grösstentheils unbestimmt. Doch werden auch die an Mundgliedmassen sich öffnenden Drüsen von Peripatus (S. 265) hieher bezogen werden. Unter den Arachniden bieten die Scorpione zwei Paar gelappte Drüsen, die bei den Galeoden zum Theil knäuelförmig gewundene Schläuche darstellen, und bei den Araneen scheinen solche Organe gleichfalls nicht zu fehlen. Sehr entwickelt sind

die Speicheldrüsen bei den Milben, die deren mehrere verschieden gebaute Paare besitzen, und theilweise ihr Secret wahrscheinlich als Giftstoff verwenden.

Bei den Myriapoden sind einfache schlauchförmige (Julus) oder gelappte (Lithobius), sogar traubig verästelte Drüsen (Scolopendra) als Speicheldrüsen gedeutet.

In sehr mannichfaltiger Ausbildung sind die Speicheldrüsen bei den Insecten vorhanden, sowohl was Zahl, Form und feinere Structur betrifft. Man wird daraus auf eine bedeutende Verschiedenheit der Function schliessen dürfen. Nur Wenigen scheinen sie gänzlich zu fehlen, wie den Ephemeriden, Libellen und Aphiden, oder sie sind nur gering entwickelt, wie bei Myrmeleoniden und Sialiden. Bei den Uebrigen erscheinen sie bald als lange gewundene Röhren, bald als gelappte oder mannichfach verzweigte Gebilde, die den Darmcanal eine Strecke weit begleiten. Häufig kommen zwei, nicht selten auch drei Paare vor, die in ihrem Baue sehr wechselnde Verhältnisse darbieten. Was die äusseren Formen und die Vertheilung derselben auf die verschiedenen Insectengruppen angeht, so erscheinen sie als ein Paar längerer Schläuche bei den Käfern, dann bei Fliegen und Schmetterlingen. Verästelte, traubenförmig gestaltete oder gelappte Formen herrschen in den Ordnungen der Hemipteren und Orthopteren, finden sich auch mehrfach bei Käfern.

2) Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 213.

Eine andere Gruppe von Drüsenorganen sondert sich aus dem Mitteldarm. Sie werden als Leber gedeutet. Zwei durch ihre Verbindungsstellen mit dem Darme verschiedene Organe müssen hier aus einander gehalten werden. Das eine davon verbindet sich mit dem vordersten Abschnitte, in Gestalt einfacher oder verästelter Schläuche, welche bei reichlicherer Entwickelung allmählich in einen zusammengesetzten Drüsenapparat übergehen (vergl. § 208). Die Enden dieser Schläuche erscheinen als secretorische Organe, die Ausführgänge dagegen bilden durch ihr weites Lumen dem Darme zugehörige Räume. Das Organ hat sich also noch nicht vollständig vom Darme differenzirt. Die Branchiopoden, und unter diesen besonders die Phyllopoden, weisen diese Einrichtung auf; einige besitzen jederseits einen einfachen oder verästelten Blindschlauch (Fig. 136 *h*), andere zeigen ihn in eine Leber umgewandelt (Limnadia, Apus), die vorwiegend im Kopfschilde ihre Ausbreitung nimmt. Aehnliche Organe besitzen die Cirripedien. Bei den Arthrostraken sind diese Blindschläuche (Fig. 143 *A h*) lange, nach hinten verlaufende Organe von verschiedener Zahl. Verästelungen fehlen, werden aber durch die Ausdehnung der Länge compensirt. Unter den Thoracostraken erscheinen sie bei manchen Schizopoden jenen ähnlich, bei den meisten dagegen, wie bei allen Deca-

poden, stellen sie ein Paar den Cephalothorax ausfüllende, in büschelförmige Gruppen vertheilte Drüsenmassen (Fig. 143 *B h*) vor. Da sie bei den Larven der Decapoden als einfache Ausstülpungen der Darmwand erscheinen, ist zweifellos, dass sie nur weiter entwickelte Stadien jener bei vielen Entomostraken einfacheren Schläuche sind.

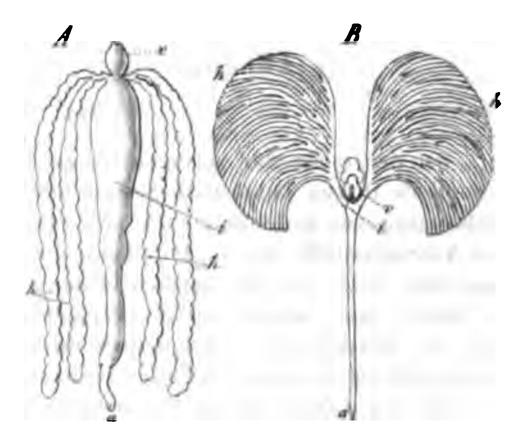


Fig. 143. Darmcanal und Leber von Crustaceen. *A* von Oniscus, *B* von einer Palinuruslarve (Phyllosoma). *v* Kaumagen. *i* Chylusmagen. *a* After. *h* Leberschläuche.

Eine zweite Form dieser Leberorgane ist von der ersten durch grössere Anzahl der Einzeldrüsen und durch die weiter nach hinten verlegte Einmündung in den Mitteldarm unterschieden. Andeutungen hierfür bestehen bereits bei Copepoden in mehrfachen auf einander folgenden Ausbuchtungen des Mitteldarms. Wir finden sie ausgebildeter bei einzelnen Isopoden (Bopyrus), wo sie den ganzen Mitteldarm als paarweise angeordnete, verzweigte Drüsenbüschel besetzen. Aehnlich besteht auch bei den Stomapoden eine grössere Anzahl (10 Paare) gelappter Drüsenbüschel an der ganzen Länge des Mitteldarms.

Beide Formen können nicht direct von einander abgeleitet werden, da in der zweiten die bei der ersten die Drüsen tragende Stelle derselben entbehrt. In einer gemeinsamen Stammform mögen beiderlei Organe vereinigt gewesen sein. Wir können uns hiefür den ganzen Mitteldarm mit Aussackungen besetzt denken, von wo aus zwei Drüsenreihen sich entwickeln, bei der einen kommt nur das vorderste Drüsenpaar zur Ausbildung, bei der andern bleibt das vorderste Paar unterdrückt und es entwickeln sich die hinteren in verschiedener Anzahl. Diese hinteren Drüsen zeichnen als zwei Paare verzweigter Büschel den Mitteldarm der Pöcilopoden aus.

Aehnliche Differenzirungen der Darmwand kommen unter den Tracheaten nur den Arachniden zu. Sie werden als erst in dieser Abtheilung erworbene Bildungen zu beurtheilen sein. Die vorderen entwickeln sich nicht allgemein zu Drüsenorganen, sondern beharren als mehr oder minder weite Taschen und Schläuche, wie dieselben als Magenblindsäcke bereits des näheren geschildert sind (§ 209). Bei den Opilioniden kommt denselben eine exclusiv drüsige Bedeutung zu. Bei Scorpionen und Araneen münden in den hinteren Theil des Mitteldarms gesonderte Drüsenbüschel ein. Zwei bis drei Paar sind bei den Araneen (Fig. 137 *h*), fünf Paare bei den Scorpionen beobachtet.

Den Myriapoden wie den Insecten fehlen diese Anhänge des Mitteldarms, und die Gleichartigkeit der Anlage dieses Darmabschnittes zeigt, dass an ihm auftretende Ausbuchtungen eine nur secundäre Bedeutung haben.

3) Anhangsorgane des Enddarms.

§ 214.

Bei der meist nur geringen Länge des Enddarms werden mit ihm gesonderte Drüsen kaum noch Secrete liefern, die für die Verdauung oder Aufsaugung von Bedeutung sind. Ihr Secret wird sich mehr in die Reihe der Auswurfsstoffe stellen. Da auch der chemische Nachweis geliefert ist, dass diese Stoffe den Harnausscheidungen der Wirbelthiere an die Seite zu stellen sind, dürfen wir die bezüglichen Organe als Excretionsorgane bezeichnen, womit jedoch ihren Beziehungen zu andern Functionen, die sie in einzelnen Fällen besitzen, kein Eintrag geschehen soll.

Bei den Crustaceen finden sich am Enddarme in einzelnen Fällen Blindsackbildungen vor, z. B. bei Copepoden-Larven, doch kann über ihre Bedeutung kein sicheres Urtheil abgegeben werden. Wahrscheinlich ist, dass die in der Darmwand vorkommenden Concremente excretorischer Natur sind.

Bei den Tracheaten sind allgemein excretorische Drüsenorgane in Verbreitung, die als Ausstülpungen des Darms entstehen, und als lange, einfache oder verzweigte Canäle erscheinen, die oft vielfach gewunden oder schleifenförmig am Darmcanale aufgereiht sind, und in den letzten erweiterten Abschnitt des Darmcanals, fast immer hinter dem Mitteldarme, ausmünden. Es sind die Malpighi'schen Gefässe, oder, mit Beziehung auf ihre Function, die Harncanäle. Da sie mit der vom Ectoderm gebildeten Anlage des Enddarmes entstehen, wird es nicht unwahrscheinlich, dass sie ursprünglich auf die Körperoberfläche mündeten, oder von Organen dieses Verhaltens herstammen. Die Zweizahl dieser Canäle kehrt in allen Abtheilungen wieder, manchmal in der Vereinigung der Ausmündung zahlreicher Canäle ausgedrückt, daher kann in dieser Zahl ein primitives Verhalten erkannt werden.

Unter den Arachniden sind sie bei den Scorpionen einfache, zwischen den Leberlappen verlaufende Canäle, von denen ein Paar Verästelungen besitzt. Vielfach verästelt und zu einem Netze verbunden sind die Harncanäle der Araneen, bei denen sie sich in zwei gemeinsame Ausführgänge (Fig. 137 *e*) vereinigen und mit diesen in den weiten Enddarm oder den Blindsack desselben ausmünden. Zwei lange und vielfach gewundene Canäle stellen sie bei den Opilioniden vor, und ähnlich erscheinen sie bei den Milben, zuweilen gleichfalls mit Verästelungen versehen.

Eine ebenfalls geringe Anzahl einfacher Harngefässe kommt den Myriapoden zu, ein Paar den Juliden und zwei Paare den Scolopendern. Sie schliessen sich nicht nur durch ihre Zahl und einfache Bildung, sondern

auch durch ihre Anordnung am Darmcanale den entsprechenden Organen vieler Insectenlarven an.

Die grösste Mannichfaltigkeit in Zahl, Anordnung und specieller Bildung herrscht bei den Harngefässen der Insecten. Unter den Apteren sind sie bei den Collembola vermisst, auch bei manchen Thysanuren (Campodea), sind dagegen bei Lepisma in der Vierzahl vorhanden. Die Function der Harncanäle ist namentlich bei den Insecten mit vollkommener Verwandlung während des Larvenzustandes eine gesteigerte, wie sich nicht allein aus der mächtigen Ausbildung dieser Organe (Fig. 139 *vm*), sondern auch aus der während des Puppenzustandes sich massenhaft im Enddarme ansammelnden Harnmenge ergibt. Diese Erscheinung entspricht also gerade jener Periode, in welcher mit der Ausbildung des vollkommenen Körpers die intensivste plastische Thätigkeit im Organismus zur Aeusserung kommt. Dass die Function der Malpighi'schen Canäle der Insecten nicht ausschliesslich in der Harnabsonderung zu suchen ist, dass vielmehr eine ältere Annahme, die in ihnen galleabsondernde Organe erblickt, nicht ganz unberechtigt ist, ist durch das Vorkommen verschieden gebauter Strecken dieser Canäle, sowie durch die Verschiedenheit des Secretes an jenen Strecken begründbar.

Die braungelbliche oder weissgelbliche Färbung der Harncanäle rührt von den in den Zellen der Canalwand abgelagerten Stoffen und erscheint um so intensiver, je reichlicher die Secretion von Statten geht. Zwei Paare mit einander verbundener Harncanäle besitzen die meisten Dipteren (Fig. 142. *B. vm*) und Hemipteren; sechs trifft man bei Schmetterlingen, bei vielen Netzflüglern, sowie bei manchen Pseudoneuropteren (Termiten) an; vier bis sechs sind bei den Käfern vorhanden; eine grosse Anzahl kurzer Harncanäle zeichnet die Hymenopteren aus, so dass bei diesen, sowie auch bei vielen Orthopteren (Fig. 142. *A. vm*) Hunderte derselben getroffen werden. Verästelungen kommen im Ganzen selten vor; dagegen finden sich häufig schlingenförmige Verbindungen zwischen den Enden der einzelnen. Die Ausmündung findet je nach der Länge des Enddarms an scheinbar sehr verschiedenen Stellen statt. Sehr weit nach vorne münden sie bei den Cicaden, Fliegen und Schmetterlingen. Auch bei den Hymenopteren ist die Mündung dicht hinter dem Mitteldarm.

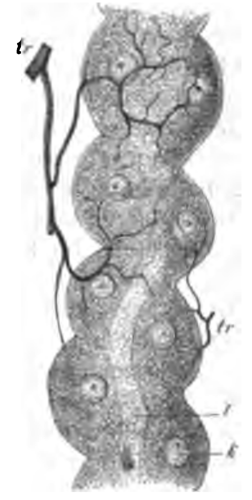


Fig. 144. Stück eines MALPIGHI'schen Gefässes von Musca vomitoria. *tr* Tracheen. *l* Lumen. *k* Kern.

Bei Vereinigung der Canäle zu einem gemeinsamen Ausführgang geht auf diesen eine Ringmuskelschichte über (Gryllotalpa). Ganz selten werden zerstreute Ringfasern auch an den Secretionscanälen angetroffen (Brachinus).

Leibeshöhle.

§ 215.

Mit der Differenzirung des embryonalen Körpers entsteht, wie bei den höheren Würmern, im Mesoderm ein zwischen Darm und Leibeswand sich ausdehnender Hohlraum, die Leibeshöhle, welche den Arthropoden allgemein zukommt. Von der bei den Annulaten aus der Metamerie des Körpers entspringenden Dissepimentbildung ist bei Arthropoden nichts vorhanden. Das lässt die Verwandtschaft mit den Annulaten mindestens als sehr fern liegend erscheinen. In allen Fällen bildet die Leibeshöhle einen Abschnitt des Blutgefässsystems, die bei vielen Würmern vorhandene vom Blute verschiedene perienterische Flüssigkeit wird daher bei den Arthropoden vom Blute repräsentirt.

Von dem weder dem Ectoderm — zur Bildung der Leibeswand — noch dem Entoderm — zur Bildung der Darmwand — zugetheilten Formelementen des Mesoderms erhält sich bei den meisten Arthropoden eine Summe von Zellen, welche nicht zu bestimmten Organen verwendet wird. Solche Zellenmassen bestehen an verschiedenen Stellen der Leibeshöhle fort und finden sich häufig, wie andere Bindesubstanz der Arthropoden, zwischen den einzelnen in die Leibeshöhle gebetteten Organen.

Bald bleiben alle diese Zellen auf indifferentem Zustande, und bilden, sich unter einander verbindend, Stränge oder Netze. In der Regel gehen jedoch in diesen Zellen Differenzirungen vor sich. Es entstehen in ihnen Fetttröpfchen, welche entweder die Zellen gleichmässig ausfüllen, oder in grössere Tropfen zusammenfliessen, daher man diese Zellen als Fettkörper zusammenfasst. Zuweilen besitzt dieses Fett eine bunte (gelbe oder rothe) Färbung. Solche fetttropfenhaltige Zellen sind bei Krustenthieren beobachtet, besonders bei Entomostraken, wo sie zuweilen im Verhältniss zur Körpergrösse des Thieres recht ansehnlich sind, und eine constante, regelmässige Vertheilung im Körper besitzen. Letzteres gibt der Vermuthung Raum, dass diesen Fetttropfen auch eine hydrostatische Bedeutung zukomme.

Am mächtigsten sind solche Ablagerungen bei den Insecten entwickelt, wo der Fettkörper, namentlich in den Larvenzuständen, aus ansehnlichen, mit Ausläufern unter einander verbundenen Zellen besteht, die einen grossen Theil der Leibeshöhle ausfüllen. Man darf sich jedoch keineswegs vorstellen, dass der Inhalt jener Zellen nur durch Fett gebildet wird. Dieses Gewebe ist die Ablagestätte des während des Puppenstadiums zum Theile verbraucht werdenden Materials, demnach beim ausgebildeten Insecte spärlicher vorhanden. Die Art der Verbindung der Zellen ist sehr verschieden. Sie kann eine innige sein, so dass der Fettkörper Lamellen bildet, oder zusammenhängende Lappen, welche mit Verzweigungen des Tracheensystems in Verbindung stehen; oder die Verbindung der Zellen ist lose, und im äussersten Falle können die Zellen auch frei in der Lei-

beshöhle vorkommen, wo sie nicht mit den um vieles kleineren und indifferenteren Blutzellen verwechselt werden dürfen.

Die Zellen des Fettkörpers der Tracheaten dienen noch zur Ablagerung von Excretionsstoffen, die sich als harnsaure Salze bestimmen liessen. Diese bilden Concremente von krystallinischer Beschaffenheit, sowohl grössere, an die Nierenconcremente der Mollusken erinnernde Kugeln, als kleine Körnchen. Sie sind unter den Arachniden bei Milben, ferner bei Myriapoden (Julus, Polydesmus, Glomeris) und sehr verbreitet bei Insecten getroffen worden. Auch bei Crustaceen scheint dieses Verhältniss nicht ganz zu fehlen, indem Aehnliches bei Asellus beobachtet ward.

Eine eigenthümliche Modification bietet der Fettkörper in den Leuchtorganen der Lampyriden. Diese werden aus Platten von Zellen gebildet, zu denen reiche Tracheenverästelungen und Nervenverzweigungen gehen. Sie werden nach innen von andern, nicht leuchtenden, aber von reichlichen Harnconcrementen durchsetzten Zellen überlagert. Die oberflächliche Lagerung der Leuchtplatten lässt sie der Epidermisschichte (Hypoderm) zurechnen.

Die Gleichmässigkeit des Cöloms in der Länge des Körpers wird durch die Muskulatur modificirt. Wo diese bedeutend entfaltet ist (im Cephalothorax der Crustaceen und Arachniden, wie in den Thorakalmetameren der Insecten), bleibt nur ein geringer Raum für das Cölom. Auch die Vorsprünge des Chitinskeletes rufen Aenderungen hervor, zunächst durch Bildung kleinerer Räume, besonders bei Crustaceen. Bei den Insecten wird durch Muskeln, welche bei manchen an die Bauchganglienkette sich inseriren, die Scheidung eines subneuralen Raumes hervorgerufen. Bei anderen setzen sich ähnliche Muskeln im Abdomen horizontal von einer Seite zur andern fort, und bilden damit gleichfalls die Abgrenzung eines Theils des Cöloms.

Gefässsystem.

§ 216.

Dieses bei den Würmern zu einer hohen Ausbildung gelangte Organsystem erscheint bei den Arthropoden in manchen Beziehungen auf einer niederen Stufe, vor allem dadurch, dass die Leibeshöhle allgemein eine Strecke der Blutbahn bildet. Es besteht daher auch keine Verschiedenheit zwischen dem Blute und einer perienterischen Flüssigkeit.

Bedeutendere Ausbildung bietet meist nur ein dorsal gelagerter Gefässstamm, der als Herz fungirt und dem dorsalen Blutgefässstamm der Würmer homolog zu sein scheint, von welchem einzelne Strecken gleichfalls als Herzen fungirten. Eine Verschiedenheit gibt sich in der Ablösung des Dorsalgefässes vom Darme kund. Durch den Herzschlauch wird das Blut entweder nach vorne zu bewegt, oder nach beiden Enden des Körpers. Diesem dorsalen Herzschlauche der Arthropoden fehlen

jedoch zuleitende Gefässe, und das in ihn eintretende Blut nimmt seinen Weg durch spaltartige venöse Ostien. Wie sehr auch in einzelnen Abtheilungen eine peripherische Blutbahn, sei es durch Fortsetzungen und Verzweigungen arterieller Gefässe, sei es durch Sonderungen gefässartiger Canäle aus Abschnitten der Leibeshöhle, ausgebildet erscheinen mag, so kommt doch stets dicht am Herzschlauche eine aus einem Abschnitte der Leibeshöhle entstandene Sinusbildung zu Stande. Dieser »Pericardialsinus« erscheint als ein Theil des Côloms, und lässt die bei vielen Arthropoden herrschende geringe Entwickelung der Blutbahn nicht als Rückbildung aus einem vollkommneren Zustande, sondern als einen auf geringe Ausbildung sich beziehenden niederen Zustand erscheinen. Wie und ob diese einfachere Form des Gefässapparates mit den bei Würmern realisirten Einrichtungen zu verbinden ist, bleibt für jetzt noch offene Frage.

Complicationen der Blutbahn gehen aus der Localisirung der Athemfunction hervor. Wo immer gesonderte Gefässwandungen an den Blutbahnen fehlen, geschieht die Strömung des Blutes doch stets in bestimmter, genau eingehaltener Richtung.

Die Blutflüssigkeit der Arthropoden ist in der Regel farblos, nur bei einigen Insecten erscheint sie durch Färbung des Plasma grünlich oder roth. Die geformten Bestandtheile des Blutes sind indifferente farblose Zellen von sehr veränderlicher Form und Grösse. Manchen (niedern Crustaceen) fehlen sie. Die Blutzellen der Insecten sind häufig durch ihren Reichthum an feinen Fettmolecülen ausgezeichnet, dürfen jedoch mit den oftmals gleichfalls freien Zellen des Fettkörpers nicht verwechselt werden.

§ 217.

Als einfachste Form eines Kreislaufsapparates besteht bei den Branchiaten ein kurzes schlauchförmiges Herz (vergl. Fig. 136. *c* von Daphnia), welches über dem Darmcanale im Vordertheile des Körpers gelagert, durch zwei seitliche Oeffnungen Blut aufnimmt, und es durch einen vorderen kurzen Gefässstamm den Kopforganen, speciell den Gehirnganglien zuleitet. In regelmässigen Strömen vertheilt sich die Blutmasse durch den Körper, und gelangt, an den vorzugsweise der Athemfunction dienenden Theilen vorbei, wieder zum Herzen, wo sie durch dessen Spaltöffnungen aufgenommen wird. Diese Form des Circulationsorgans charakterisirt Copepoden und Cladoceren, kommt aber auch den Larvenzuständen der höheren Ordnungen zu und findet sich selbst mit wenigen Modificationen bei Entwickelungszuständen der Decapoden. Deshalb können die einfachen Formen nicht als Rückbildungen complicirterer gedeutet werden. Der Kreislauf ist ein rein lacunärer, und ausser dem Ansatze zu einem nur selten mehrfach verzweigten, vorderen Arterienstamme existiren keinerlei Gefässe. Bei manchen Copepoden (Corycaeiden) wie bei Cirripedien sind Circulationsorgane vermisst worden.

Eine weitere Entwickelung zeigt das Herz bei den Phyllopoden. Es erscheint als längerer Schlauch, der eine mehrfache Wiederholung des einfachen Herzens der Daphnien bildet, indem er eine Mehrzahl von venösen Ostien (bis zu 20 Paaren bei Artemia) besitzt. Der Herzschlauch ist somit in einzelne Kammern gegliedert, diese entsprechen aber nicht genau den Metameren, vielmehr trifft eine grössere Anzahl der letzteren auf je eine Kammer. Die Gliederung erscheint damit als eine selbständige, was vielleicht als eine spätere Einrichtung anzusehen ist. Nur an dem vordersten Ende geht ein Arterienstamm hervor und übergibt das Blut der Lacunenbahn der Leibeshöhle.

Das Herz der Arthrostraken durchzieht einen grossen Theil der Länge des Körpers bei den Amphipoden und Isopoden, bei ersteren in den auf den Kopf folgenden Metameren gelagert, bei letzteren weit nach hinten gerückt. Entweder wird nur ein vorderes Gefäss, oder auch noch ein hinteres entsendet. Verzweigungen kommen nur ersterem zu und sind auf die Kopfgegend beschränkt. Die Zahl der Ostien ist bei Amphipoden sehr verschieden (Phronima hat 3, Caprella 5, Gammarus 7 Paare).

Einen einfachen Herzschlauch mit nur zwei seitlichen Ostien besitzen die Larven der Thoracostraken und damit knüpfen sie an die oben erwähnte Einrichtung an. Hieraus hervorgehende complicirtere Formen laufen nach zwei Richtungen aus. Die eine davon repräsentiren die Stomapoden, deren Herz sich in die Länge streckt, und unter Vermehrung der venösen Ostien anfänglich nur nach vorn und hinten einen Arterienstamm absendet. Da nur die vordere Arterie sich verästelt, die hintere dagegen eine weite offene Mündung besitzt, so wird dadurch eine Wiederholung der bei den Arthrostraken vorhandenen Einrichtung gegeben, bis in höheren Stadien nicht blos die vordere und die hintere Arterie reichlichere Verzweigungen bilden, sondern auch vom Herzen selbst eine grössere Anzahl seitlicher Arterienstämmchen abtreten.

Den zweiten Typus bieten die Schizopoden und Decapoden. Das Herz hat auch bei dem Besitze mehrerer Ostienpaare eine concentrirtere Gestalt; eine Theilung des Binnenraumes in aufeinander folgende Kammern ist nicht mehr unterscheidbar. Die anfängliche Gliederung ist in eine einheitlichere Bildung übergegangen. Auch in der Lage der mehrfachen Spalten ist dieses Verhalten ausgedrückt: sie folgen sich nicht mehr gleichmässig, sondern sind verschiedenartig gruppirt. Das Herz der Larven tritt jedoch als ein dünnwandiger Schlauch auch hier nur mit Einem Spaltenpaare auf, und setzt sich nach vorne und hinten in einen einfachen Gefässstamm fort. Der vordere theilt sich in drei Aeste, die bei Verkürzung des Stammes auch unmittelbar vom Herzen entspringen, der hintere bleibt einfach. Das Herz erscheint entweder nur vorübergehend langgestreckt, oder sogleich in einer mehr gedrungenen Form. Seine Lage hat es sowohl bei Schizopoden als Decapoden im hinteren Theile des Cephalothorax.

Auch an der arteriellen Blutbahn bilden sich neue Abschnitte, wäh-

rend der ganze venöse Theil nur durch Lacunen vertreten wird. Auf dieser Stufe bleibt das Gefässsystem der Schizopoden stehen (Mysis), während die Decapoden die einzelnen Stadien der Schizopoden ontogenetisch durchlaufen. An der ausgebildeten Form eines langschwänzigen Decapoden finden wir den muskulösen Herzschlauch (Fig. 145. *c*) von einem deutlich ausgebildeten Pericardialsinus (*pc*) umgeben, aus welchem das Blut durch drei Paare symmetrisch vertheilter Spaltöffnungen in ersteren tritt. Vom Herzen entspringen drei vordere Arterienstämme und ein hinterer Stamm. Der vordere mediane (*ao*) verläuft ohne bedeutende Verzweigung zu Gehirn und Augen (*o*), die beiden seitlichen (*aa*) vertheilen Aeste an Geschlechtsorgane, Leber und Antennen. Der vom hinteren Ende des Herzens abgehende Arterienstamm theilt sich in zwei über einander liegende Aeste, die auch getrennt vom Herzen entspringen können. Der dorsale (*ap*) versorgt, bei Brachyuren gabelförmig gespalten, die Muskulatur des Rückens und Schwanzes. Der ventrale Ast (*a*) wendet sich sogleich nach seinem Ursprunge abwärts, und theilt sich in einen nach vorne und einen nach hinten laufenden Zweig, welch' beide vorzüglich für die Gliedmassen bestimmte Verzweigungen absenden. Ausser dem hinteren medianen Arterienstamme finden sich zuweilen noch zwei kleinere vor. Das sehr entwickelte Capillarsystem geht allmählich in rückführende Canäle (Körpervenen) über, welche sich zunächst auf der ventralen Seite in mehrere Stämme sammeln, und damit (*v*) in

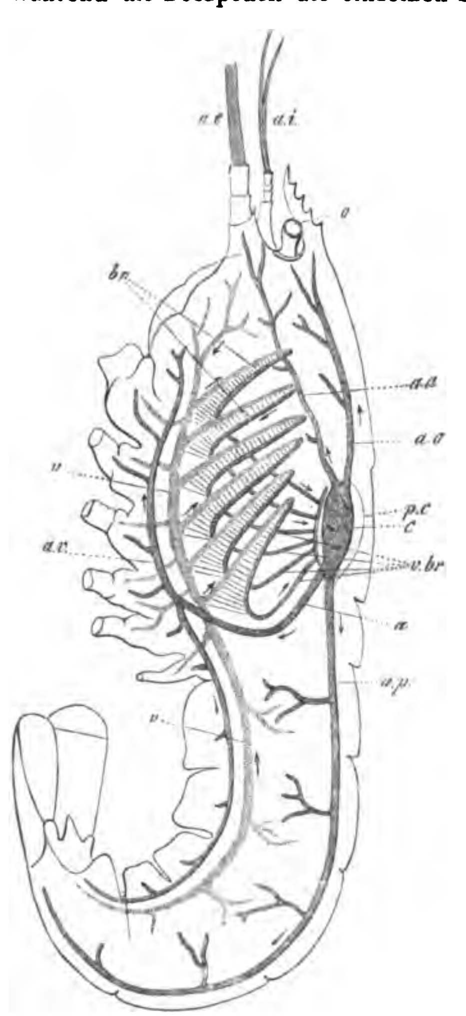


Fig. 145. (Schematische Darstellung des Circulationsapparates vom Hummer. *o* Auge. *ae* Laterale Antennen. *ai* Mediale Antennen. *br* Kiemen. *c* Herz. *pc* Pericardium. *ao* Mediane vordere Körperarterie. *aa* Leberarterie. *ap* Hintere Körperarterie. *a* Stamm der Baucharterie. *av* Vordere Baucharterie. *v* Ventraler Venensinus. *v br* Kiemenvenen. — Die Pfeile deuten die Richtung der Blutströme an.

einen weiten an der Kiemenbasis (im sogenannten Sternalcanal) gelegenen Ventralsinus sich vereinigen. Jede Kieme (*br*) erhält von da aus ein zuführendes Gefäss (Kiemenarterie). Aus den Kiemen gelangt das Blut in Kiemenvenen (*vbr*), deren jederseits 6—7 zum Pericardialsinus emporsteigen und dort häufig trichterförmig erweitert münden.

Als besondere Differenzirungen des Herzens sind die Klappen der venösen Ostien anzusehen, die an den langgestreckten Herzformen zur Scheidung in einzelne Kammern beitragen.

Mehrere dieser verschiedenen Formzustände vereinigt der Circulationsapparat der Pöcilopoden, deren langgestrecktes Herz in einem Pericardialsinus liegt, und von daher durch 7 Ostienpaare Blut empfängt, aber nicht blos vorne und hinten, sondern ähnlich wie bei Stomapoden auch seitlich Arterienstämme entsendet.

§ 218.

Die Kreislaufsorgane der Tracheaten zeigen mit jenen der Crustaceen mit langgestrecktem, vielkammerigem Herzen einige Uebereinstimmung, und die Verschiedenheiten begründen sich mehr auf den Grad der Entwickelung eines vom Herzen ausgehenden Gefässsystems. An diesem macht sich wiederum eine Beziehung zu den Athmungsorganen geltend, indem eine Beschränkung der letzteren auf kleinen Raum von einer vollkommeneren Entfaltung von Blutgefässen begleitet wird, indess die Vertheilung von respiratorischen Organen im ganzen Körper mit geringerer Ausbildung der Arterien sich verbindet. Auch die Protracheaten scheinen sich hierin anzuschliessen.

Der Circulationsapparat von Peripatus wird, soweit bis jetzt bekannt, durch ein »Rückengefäss« vorgestellt, ähnlich dem bei Insecten bestehenden, so dass hier im Vergleiche mit den andern Tracheaten die einfachsten Verhältnisse vorkommen. Das Rückengefäss bietet an seiner Unterfläche in der Medianlinie eine Reihe von Spalten, und scheint sich in Uebereinstimmung mit den Myriapoden längs des Körpers zu erstrecken, indess es bei Insecten auf das Abdomen beschränkt ist. Es wird hier durch »Flügelmuskeln« (Fig. 146 *m*) an die Leibeswand, zuweilen auch (bei Muscidenlarven) an Tracheen befestigt. Es besitzt eine, bei Larven äusserlich oft sehr wenig deutliche Theilung in Kammerabschnitte, eine Metamerie, die auch durch die Anordnung jener Muskeln, theils durch die Lagerung der spaltenförmigen venösen Ostien ausgedrückt ist. Die Schwankungen in der Zahl dieser Kammern sind nicht sehr bedeutend, bei den meisten stellt sie sich auf acht, selten sich darüber erhebend, häufiger darunter sinkend. Diese Verhältnisse bedürfen jedoch noch sehr genauerer Prüfung. Das durch die Ostien in den Herzschlauch aufgenommene Blut wird durch die Kammersystole nach vorn getrieben, gelangt somit von Kammer zu Kammer, und von der vordersten in die Körperarterie, wobei die als Klappen fungirenden taschenförmigen Einstülpungen der Ostienränder den Rücktritt verhindern.

Die Körperarterie (Fig. 146. *a*) ist die unmittelbare Fortsetzung des Herzens, welches im Vergleiche mit den Myriapoden die thoracalen Metameren verlassen hat. Die Arterie verläuft gerade nach vorn gegen das Gehirn, in ihrem näheren Verhalten noch keineswegs genau bekannt. Ob eine für einzelne Insecten angegebene Verzweigung des Vorderendes eine allgemeine Erscheinung ist, bleibt unentschieden. Jedenfalls durchläuft das Blut sehr bald eine lacunäre Bahn zwischen den einzelnen Organen in regelmässigen Strömen, wie an durchsichtigen Insectenlarven leicht zu beobachten ist, und sammelt sich wieder in der Nähe des Herzens zum Eintritte in die venösen Ostien an. Auf diesem Wege sind die einzelnen Bahnstrecken zuweilen so scharf abgegrenzt, dass z. B. in den Gliedmassen gefässartige Räume zu entstehen scheinen.

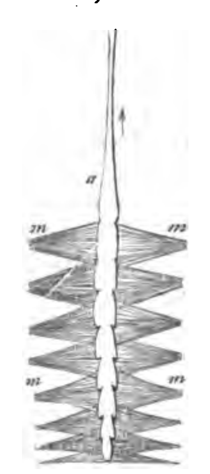


Fig. 146. Herz von Melolontha. *a* Arterie aus der vordersten Kammer entspringend. *m* Flügelmuskeln. (Nach BURMEISTER.)

Indem die Flügelmuskeln nicht unmittelbar an die Herzwand, sondern an besondere dieser aufliegende Zellen sich ansetzen, und sich zugleich in ein das Herz umgebendes Maschenwerk verflechten, entsteht darunter ein Hohlraum, der einem Pericardialsinus ähnlich ist.

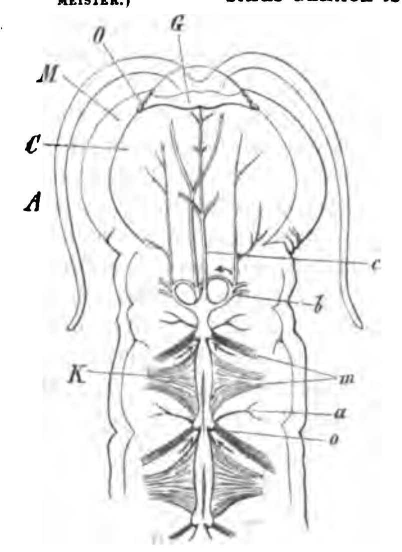


Fig. 147. Kopf und zwei Körpersegmente von Scolopendra mit dem vordersten Abschnitte des Blutgefässsystems. *C* Kopf. *G* Oberes Schlundganglion (Gehirn). *O* Augen. *M* Mandibeln. *A* Antennen. *K* Kammern des Herzens. *m* Flügelmuskeln. *o* Venöse Ostien. *a* Laterale Arterien. *b* Arterienbogen. *c* Kopfarterie. (Nach NEWPORT.)

§ 219.

Am Herzen der Myriapoden äussert sich durch die gleichartige Ausdehnung in der ganzen Körperlänge und die beträchtliche Vermehrung der Kammerzahl ein engerer Zusammenhang der äusseren Gliederung des Körpers mit der inneren Organisation und darin kann ein niederer Zustand erkannt werden. Die Kammern (Fig. 147. *K*) sind wieder durch Klappen, an den einzelnen venösen Ostien (*o*) von einander abgegrenzt, und werden durch ansehnliche Flügelmuskeln (*m*) befestigt. Von jeder Kammer gehen paarige besonders bei Scolopendern ausgebildete Arterienstämme für die betreffenden Metameren hervor. Im Vergleiche zu den Insecten liegt darin eine Weiterbildung. Diese Arterien entspringen

fast in gleicher Höhe mit den venösen Ostien. Bei den Juliden sind sie doppelt, da jede Kammer aus zwei ursprünglich getrennten verschmilzt. Aus der vordersten Kammer entspringen drei Stämme, deren mittlerer (*c*) sich im Kopfsegmente verbreitet, während die beiden seitlichen (*b*) den Oesophagus umfassen. Aus ihrer Vereinigung bildet sich ein grösserer, dem Bauchmarke aufliegender Stamm, der wie bei den Scorpionen bis zum letzten Ganglion der Bauchkette verläuft und zahlreiche Aeste absendet.

§ 220.

Bei den Arachniden treffen wir die Scorpione mit dem complicirtesten Circulationsapparate ausgestattet. Das von einem Pericardialsinus umgebene Herz erscheint im Einklange mit der Leibesform der Thiere beträchtlich in die Länge gestreckt und in 8 Kammern getheilt, die durch seitliche Muskeln (Flügelmuskeln) befestigt werden. In jede Kammer führt ein Paar dem Rücken zugewendeter Spalten (venöse Ostien), durch nach innen vorspringende Klappen verschliessbar. Vorne wie hinten gehen arterielle Gefässe als directe Verlängerungen des Herzens ab, wovon das vordere Gefäss, die Kopfarterie, in den Cephalothorax eintritt, indess das hintere zum Schwanze verläuft. Ausserdem entspringt, wie bei Myriapoden, eine Anzahl lateraler Arterien dicht an den venösen Ostien und vertheilt sich an die benachbarten Organe. Von den zahlreichen, der Kopfarterie entstammenden Aesten stellen zwei einen den Oesophagus umgebenden Gefässring dar, von welchem sich eine rücklaufende Arterie (Arteria supraspinalis) auf dem Bauchmark bis zu dessen Ende unter Abgabe reichlicher Zweige erstreckt. Das venöse Blut sammelt sich ähnlich wie bei den höheren Crustaceen in einem der Bauchfläche dicht aufliegenden Behälter und wird von diesem aus zu den Athmungsorganen geführt. Ehe das Blut von daher in das Herz gelangt, passirt es den Pericardialsinus.

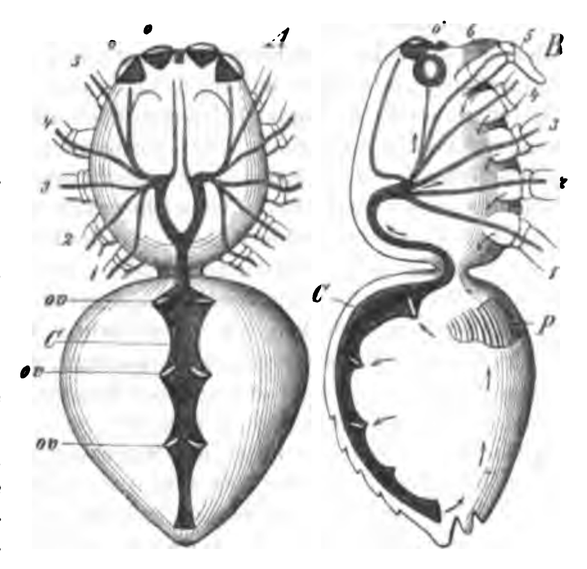


Fig. 148. Circulationsorgane von Lycosa. *A* Das Thier von oben, *B* in seitlicher Ansicht. *o* Augen. 1 2 3 4 5 6 Gliedmassen. *P* Lunge. *C* Herz. *ov* Venöse Ostien des Herzens. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an. (Nach Claparède.)

Bei den übrigen Arachniden erscheint der mehrkammerige Herzschlauch in reducirter Form und erinnert an die Verhältnisse der Insecten. Er liegt stets im Abdomen; bei den Araneen und Opilioniden mit drei Paaren seitlicher Ostien, durch die er in Kammern geschieden wird. Von der vordersten Kammer setzt sich eine Arterie in den Cephalothorax fort, welche bei Lycosa sich in zwei Aeste spaltet (Fig. 148) und von jedem derselben Zweige für die Augen und für die Gliedmassen entspringen lässt. Die hinterste Kammer öffnet sich am Ende des Abdomens, der hier sich ergiessende Blutstrom entspricht demjenigen, welcher bei den Scorpionen durch die Caudalarterie vertheilt wird. Bei dem Mangel eines Pericardialsinus findet das Blut sowohl auf dem Wege zu den Athemorganen, als auch von diesem zum Herzen nur lacunäre Bahnen vor.

Unter den Pycnogoniden ist dieser Apparat nur auf ein dreikammeriges Herz beschränkt, zu welchem zwei Ostienpaare führen, und bei den Milben scheint sogar das Herz nicht zur Entwickelung zu kommen.

Excretionsorgane.

§ 221.

Der bei den Würmern in den Schleifencanälen bestehende Apparat findet sich in modificirter Form bei den Crustaceen wieder. Von den ihn darstellenden Organen besteht das eine aus einem gewundenen, unter dem Integumente des Kopfes gelegenen Schlauche, der an der Basis des zweiten (äusseren) Antennenpaares ausmündet. Bei den Entomostraken ist dieses Organ auf das Larvenleben beschränkt, und da in den meisten Abtheilungen nachgewiesen. Vielleicht erhält es sich bei den Cirripedien in den sogenannten »Cementdrüsen«, welche bei den Lepadiden im Stiele lagern und am untern Stielende münden, bei den Balaniden zu einem eigenthümlichen Drüsencomplexe umgestaltet sind. Persistent ist das Organ bei den Thoracostraken, als »grüne Drüse« beim Flusskrebs bekannt.

Ein zweites hieher gehöriges Drüsenorgan besteht gleichfalls bei den Entomostraken, fehlt aber den höheren Krustenthieren. Es liegt in der mantelartigen Duplicatur des Integumentes als ein schleifenförmig angeordneter heller Canal, der unter dem Mantel ausmündet (vergl. Fig. 136 *g*). Wegen der Lagerung unter der Schale wird das Organ als Schalendrüse bezeichnet. Nach innen ist es blind geendigt.

Es bestehen demnach bei den Krustenthieren zweierlei hierher gehörige Drüsenorgane, deren Homodynamie jedoch zweifelhaft erscheint. Das zweite Organ dürfte den schleifenförmigen Excretionsorganen der Würmer homolog sein, und so von einer gemeinsamen Stammform her sich fortgesetzt haben, mit Aufgabe seiner metameren Bedeutung.

Diese in ihren functionellen Beziehungen noch nicht sicher zu beurtheilenden Organe, von denen nur die grüne Drüse bestimmter als nierenartiges Excretionsorgan sich darstellt, werden bei den Tracheaten

vermisst. Die Function der Excretion wird hier von Organen übernommen, welche als Harncanäle oder Malpighi'sche Gefässe unter den Anhangsgebilden des Enddarmes (§ 214) ihre anatomische Darstellung fanden.

Tracheen.

§ 222.

Die Leibeshöhle der Protracheaten und Tracheaten durchzieht ein luftführendes Röhrensystem, welches, soweit die bis jetzt bekannten Thatsachen tragen, von Integumentarorganen abzuleiten ist. Von grösster Bedeutung ist hiefür das Verhalten dieser Organe bei Peripatus, wo unregelmässig vertheilte Büschel feiner, mit Luft gefüllter Röhren sich an der inneren Fläche der Körperwand, aber auch zu den Oviducten wie an Vorder- und Enddarm verbreiten.

Diesem Zustande stellten sich die Einrichtungen der Tracheaten gegenüber, bei denen die Tracheen eine regelmässige Anordnung darbieten, symmetrisch vertheilt sind. Sie bestehen aus einer äusseren Zellenschicht (Fig. 149. *a*), die innen von einer mit dem Integumente in Zusammenhang stehenden Chitinhaut ausgekleidet wird. Die Chitinschichte ist die wesentlichste Bedingung der Elasticität, und bietet unter Zunahme der letzteren verdickte Stellen in Form eines ins Tracheenlumen vorspringenden Spiralfadens. An einzelnen Stellen bilden die Tracheen sackförmige Erweiterungen, dann ist jene spiralig angeordnete Verdickungsschichte unterbrochen, d. h. ihre Ablagerung ist nur an einzelnen, unzusammenhängenden Stellen erfolgt. Diese Chitinschichte stellt mit ihren Spiralleisten keine specifische Einrichtung vor, denn an den Ausführgängen vieler Drüsenapparate der Tracheaten besteht ein ganz ähnlicher Bau.

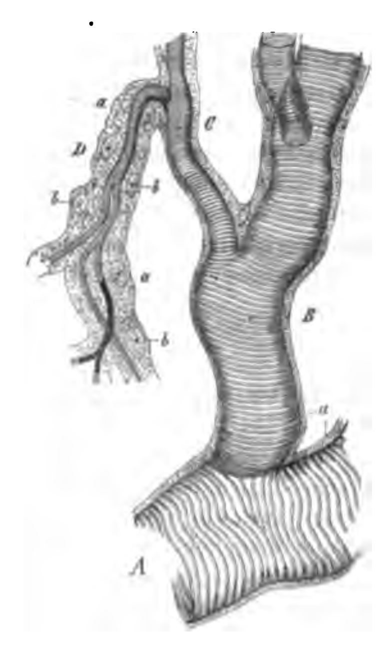


Fig. 149. *A* Stück eines Tracheenstammes einer Raupe mit Verzweigungen *B C D*. *a* Epithelartige Zellenschichte. *b* Kerne.

Die äusseren Oeffnungen (Stigmata) der Tracheen sind bei der regulären Anordnung paarig zu beiden Seiten des Körpers in wechselnder Zahl gelagert und können an jedem Körpersegmente vorhanden sein. Jedes Stigma stellt eine quer ovale, von ringförmiger Verdickung des äusseren Chitinskeletes umgebene Spalte

vor, die durch Klappenvorrichtungen geöffnet oder geschlossen werden kann. Besondere Muskeln bewirken einen Verschluss. Der vom Stigma abgehende Tracheenstamm löst sich früher oder später in ein Büschel kleinerer Aeste auf, aus denen feinere, die Organe umspinnende Zweige hervorgehen. Die Art der Verzweigung wie die Länge und Stärke der Aeste ist sehr verschieden. Durch Verbindung einzelner Tracheenstämme unter einander kann ein längs oder quer gerichtetes Röhrensystem den Körper durchziehen, aus dem erst secundär feinere Verzweigungen entspringen.

Durch die Tracheenverbreitung im Körper ergeben sich die Athmungsverhältnisse der Tracheaten von denen der Branchiaten wesentlich verschieden. Das zu respirirende Medium wird im Organismus vertheilt, und nicht nur die überall die Tracheen umspülende Blutflüssigkeit kann den Gasaustausch vollziehen, sondern selbst an den Geweben kann ein unmittelbarer Athmungsact stattfinden, da die Tracheenvertheilung bis in diese hineindringt und sogar zu den Formelementen in Beziehungen tritt. (Vergl. Fig. 144. *tr.*) Das gilt jedoch nicht für alle Fälle, indem durch eine Reduction der Tracheen eine Beschränkung und engere Begrenzung der respiratorischen Stellen stattfindet und damit die diffuse Athmung zu einer localen wird. Das Blut hat dann, wie bei den Kiemen, die Athmungsorgane aufzusuchen. In dieser Weise beeinflusst das Verhalten der Tracheen den Kreislauf. Ausser der Athmung dient das mit Luft gefüllte Röhrensystem der specifischen Erleichterung des Körpers und ist in dieser Beziehung bei den im Wasser lebenden Zuständen der Insecten von nicht minderem Belange als bei jenen, die des Fluges sich erfreuend, durch besondere Vorrichtungen eine Vermehrung oder Minderung des Luftvolums im Tracheensystem bewerkstelligen können.

§ 223.

In der Anordnung des Tracheensystems findet sich eine bedeutende Mannichfaltigkeit, die jedoch von der oben erwähnten einfachen Form büschelförmig verzweigter, jedem Metamer zu einem Paar zukommender Tracheen sich herleiten lässt. Die metamere Vertheilung dieser Organe scheint auch auf die Kopfsegmente stattgefunden zu haben, da in der Ontogenie mancher Insecten auch an jenen Metameren die vom Ectoderm gebildeten Anlagen von Tracheen beobachtet sind. Von diesen Anlagen erhält sich keine bei den lebenden Tracheaten, was wohl mit der Entstehung des Kopfes in Zusammenhang steht. Für die folgenden Metameren ist gleichfalls durch eine, wenigstens für einzelne Fälle nachgewiesene Rückbildung der Tracheenstämme eine Minderung deren Anzahl erkennbar.

Bei den Myriapoden ist die Gleichartigkeit der Tracheen im gesammten Körper bei aller Verschiedenheit in den einzelnen Ordnungen die Regel. Die entweder an der Bauchfläche oder mehr lateral, bei einigen sogar dorsal (Scutigera) gelagerten Stigmata führen in Tracheenstämme, die nach

der Zahl der Metameren vertheilt sind. Am einfachsten verhalten sich die Tracheen bei Julus. Von jedem Stigma geht ein Tracheenbüschel ohne jede Verzweigung zu den Eingeweiden. Bei Glomeris dagegen bieten die Tracheen Verzweigungen dar, und bei den Chilopoden gehen sie sowohl Längs- als Queranastomosen ein, und erreichen damit eine ähnliche Anordnung wie bei vielen Insecten.

Unter den Insecten scheint bei einem Theile der Aptera eine Rückbildung der Tracheen eingetreten zu sein. Sie fehlen den Collembola fast völlig, indem nur bei Smynthurus zwei prothoracale Tracheen beobachtet sind. Unter den Thysanuren sind sie zu drei Paaren bei Campodea vorhanden (Fig. 150) und zwar im Meso- und Metathoracalsegment, sowie dem ersten Segmente des Abdomens angehörig. Der Mangel an Anastamosen lässt die niedere Stufe erkennen, die bei den andern überwunden ist. Meist bestehen 10 Stigmenpaare. Diese sind auch für die Pterygota die höchste Zahl des Imagozustandes, nachdem für manche Larven 11 Stigmen vorauszusetzen sind; denn auch das erste Rumpfmetamer ist hier zuweilen mit einem Stigma versehen, welches sonst allgemein in Wegfall gekommen ist. Allgemein fehlen Stigmen den beiden letzten Metameren. Diese Stigmen sowie die davon ausgehenden Tracheenstämme sind aber keineswegs immer vollzählig. In grossem Wechsel des Befundes erscheinen bald da bald dort Stigmenpaare in Rückbildung, so dass nur 3 oder 2 derselben sich offen erhalten. Sie liegen beim Imago meist in der weicheren, die Körpersegmente verbindenden Membran, am Abdomen zuweilen so weit dorsal gerückt, dass sie von den Flügeln bedeckt werden (Coleoptera). Die Zahl und Anordnung der Tracheen des Imagostadiums entspricht nicht jener der Puppen oder der Larven. Die Verschiedenheit der in beiden Zuständen waltenden äusseren Lebensverhältnisse beherrscht die Einrichtungen dieses respiratorischen Röhrensystemes. Die Ausbildung von Anastomosen, sowohl der Quere als der Länge nach, sorgt für eine gleichmässige Vertheilung des zu respirirenden Mediums. Bei Reduction der Stigmenzahl gewinnen die Längsstämme eine grosse functionelle Bedeutung, indem sie den stigmenlosen Körperstrecken Tracheenverzweigungen senden. Sowohl auf Strecken der Hauptstämme wie der Aeste und Zweige können sich die obenerwähnten Tracheenblasen bilden, deren Entfaltung mit der Ausbildung des Flugvermögens in Causalnexus steht. In ausserordentlicher Anzahl findet man sie bei Käfern (Lamellicornier), minder zahlreich, aber umfänglicher treten sie bei Schmetterlingen, Hymenopteren und Dipteren auf, bei letzteren zuweilen durch ein grosses, fast das Abdomen füllendes Blasenpaar repräsentirt.

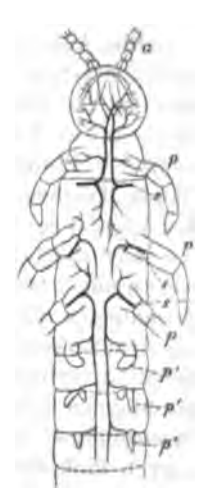


Fig. 150. Vordere Körperhälfte von Campodea fragilis. s Stigmen. (Nach Palmén.)

Da die Entfaltung des Tracheensystemes an die Luftathmung und damit an den Aufenthalt ausserhalb des Wassers geknüpft ist, werden die bei vielen Insecten durch den Aufenthalt der Larven oder der ausgebildeten Stadien im Wasser bedingten Modificationen als secundäre Einrichtungen aufzufassen sein. Es sind Anpassungen an die geänderte Lebensweise. So besteht bei manchen Dipterenlarven nur ein Stigmenpaar am Hinterleibsende (Corethra). In noch weiter ausgebildeter Anpassung geht vom Abdomen im Wasser lebender Hemipteren (Nepa, Ranatra) eine Athemröhre aus.

§ 224.

Die Anpassung an den Aufenthalt im Wasser verknüpft sich im höchsten Grade ihrer Ausbildung mit einer Rückbildung aller Stigmen und der von ihnen ausgehenden Tracheenstämme. Daraus geht das geschlossene Tracheensystem hervor, welches die Larven der amphibiotischen Pseudoneuropteren auszeichnet. Hier bestehen die auch beim offenen Tracheensystem vorkommenden Längsstämme als die Haupttheile des Apparates. Sie verzweigen sich sowohl nach den Eingeweiden (Darm) wie nach der Leibeswand. An beiden Theilen rufen sie die Ausbildung von Organen hervor, an denen der Austausch der Gase vor sich geht. Die Beziehungen dieses geschlossenen Tracheensystems zum offenen erhellen aus dem Vorkommen von Strängen, welche die Längsstämme mit der Körperwand verbinden, und genau an den Stellen inserirt sind, wo später die Stigmen sich finden. Die Stränge erscheinen damit als obliterirte Tracheenstämme. Das bestätigt sich noch dadurch, dass bei der Häutung der Larven auch die Intima eines Theiles des Tracheensystemes mittels einiger dieser Stränge nach aussen entfernt wird und dann an den Exuvien sich vorfindet (Ephemeriden, Perliden). Ein Theil dieser Stränge wird dann nach letzter Häutung wieder wegsam, und stellt, indem seine dermale Verbindung ein Stigma hervorgehen lässt, ein offenes Tracheensystem her.

Die am Integumente sich verzweigenden Tracheen vermitteln während des Geschlossenseins des Apparates eine dermale Respiration (manche Perliden). Daran knüpft sich die Ausbildung von Oberflächenvergrösserungen, welche zur Bildung von Fortsätzen führt, in denen Tracheen vorzugsweise sich verzweigen (Tracheen-Kiemen, vergl. § 190). Diese Organe bilden bald Büschel, bald Blättchen und halten bei Ephemeriden und Perliden das Abdomen besetzt (Fig. 151 *A*) oder finden sich auch noch als Büschel am Thorax (Perliden). Die allgemeine Dermalrespiration ist hier auf bestimmte Organe localisirt. Bei der Büschelform kommt eine grössere Oberfläche zu Stande, was bei der Blattform compensirt wird durch die Bewegungen der Blättchen, und den damit geförderten rascheren Wasserwechsel. Bei Ausbildung der Tracheenverzweigung am Enddarme übernimmt dieser respiratorische Function. Auch

ohne das Vorkommen besonderer Organe scheint daselbst bei Ephemeriden- und Perlidenlarven ein Theil der Respiration vollzogen zu werden, da eine Aufnahme von Wasser in den Enddarm beobachtet ist. Ersichtlicher ist diese Function mit der Entstehung einer Flächenvergrösserung, wie sie bei den Larven der Libellen in den zahlreichen, Längsreihen bildenden Lamellen besteht. Zwei Längsstämme (Fig. 151 *B a*) verzweigen sich hinten (*c*) an den Enddarm, und bilden in dessen Lamellen ein dichtes Tracheengeflecht. Durch die Bewegungen einer Klappvorrichtung an der Analöffnung werden diese inneren Tracheenkiemen beständig mit Wasser bespült. Somit fungirt hier der Enddarm als Athemorgan, wie es auch in manchen anderen Abtheilungen vorkommt.

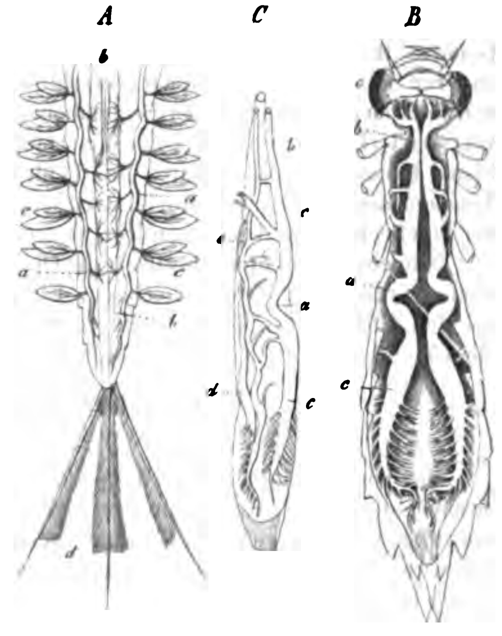


Fig. 151. *A* Hintertheil des Körpers der Larve von Ephemera vulgata. *a* Längstracheenstämme. *b* Darmcanal. *c* Tracheenkiemen. *d* gefiederte Schwanzanhänge. *B* Larve von Aeschna grandis. *a* Obere Längstracheenstämme. *b* Vorderes Ende derselben. *c* Hinterer, auf den Enddarm sich verzweigender Abschnitt. *o* Augen. Die mittlere Figur stellt den Darmcanal derselben Larve von der Seite dar. *d* Unterer seitlicher Tracheenstamm. *e* Communication mit dem oberen Stamme, *a b c* wie in *B*. (Nach Suckow.)

Palmén, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors 1877.

§ 225.

Unter den Arachniden reihen sich die Galeoden bezüglich des Tracheensystems am nächsten an die Insecten, indem die einzelnen Tracheen durch seitliche Längsstämme verbunden sind. Durch nur drei Stigmenpaare wird andererseits die Verwandtschaft mit den übrigen Arachniden-Abtheilungen kundgegeben. Eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit besitzt das Tracheensystem in der baldigen Theilung eines von einem Stigma entspringenden Tracheenstammes in eine grosse Anzahl kurzer, lamellenartig abgeflachter und wie Blätter eines Buches an einander liegender Aeste, wodurch das ganze Organ auf einen kleinen Raum beschränkt wird. Solche Blättertracheen hat man als »Lungen« bezeichnet. Vier Paare derselben münden bei den Scorpionen auf der Ventralfläche des Abdomens aus. Zwei Paare besitzen die Geisselscorpione und die Vogelspinnen. Bei den übrigen Spinnen ist nur ein Paar ausge-

bildet, dessen Stigmen am Vordertheil des Abdomens ventralwärts liegen. Ein zweites Stigmenpaar führt bei manchen Spinnen nahe hinter dem ersten gelagert in Tracheen, die in zwei, terminal mit feinsten Röhrchen besetzte Hauptröhren endigen (Argyroneta, Dysdera, Segestria). Bei anderen ist dieses Stigmenpaar verschmolzen und liegt vor den Spinnwarzen. Meist gehen von der Stigmahöhle vier Röhren aus, die entweder verzweigt (Thomisus) oder einfach verlaufend endigen (Tegeneria, Clubiona, Lycosa, Epeira). Durch das Fehlen von Verzweigungen wie von Anastomosen reihen sich die Blättertracheen an den niedersten Zustand der Tracheen an, und repräsentiren eine einseitige Ausbildung derselben.

Nur ein Stigmenpaar besitzen die Opilioniden, deren Tracheen durch reiche Verzweigung sich auszeichnen. Ebenso reducirt ist die Stigmenzahl bei den Milben, von denen viele (z. B. Sarcoptes) des Tracheensystems ebenso entbehren, wie die Linguatuliden und Pycnogoniden.

Geschlechtsorgane.

§ 226.

Die Fortpflanzung der Arthropoden wird ausschliesslich durch den Geschlechtsapparat besorgt, und was man hier als ungeschlechtliche Vermehrungsweise bezeichnet (Erscheinungen der Parthenogenesis und des Generationswechsels), geht in allen Fällen aus geschlechtlicher Differenzirung hervor.

Die bei den Würmern nur in einzelnen Abtheilungen vorhandene Vertheilung der Generationsorgane auf verschiedene Individuen ist bei den Arthropoden zur Regel geworden; nur bei wenigen hat sich hermaphroditische Bildung erhalten. Die geschlechtliche Differenzirung erstreckt sich bei vielen auch auf äussere Theile, auf Umfang und Gestaltung des Körpers.

Die Keimdrüsen sind stets gesonderte Organe, die nicht mehr auf die Metameren vertheilt, und entweder einfach oder doch in nur einem Paare vorhanden sind. Ob dies daher rührt, dass der Geschlechtsapparat sich hier von solchen Thieren vererbt hat, die ihn nur einfach besassen, ist noch nicht zu ermitteln.

In der allgemeinen Anordnung der Organe ergeben sich manche übereinstimmende, höchst beachtenswerthe Befunde. Die Grundform des Apparates ist in einer einheitlichen Keimdrüse (Fig. 152 *a*) zu erkennen, von der bilateral ein Ausführcanal (*b*) sich fortsetzt. Dieses Verhalten der Keimdrüse treffen wir bei Branchiaten wie bei einem Theile der Tracheaten (Arachniden) ausgesprochen. Die vollständige Duplicität des Ausführganges bis zur Mündung bewahren fast alle Crustaceen (*A*). Auch unter den Tracheaten ist dies noch bei Myriapoden vorhanden. Die Einheit der Keimdrüse beginnt unter den Crustaceen sich aufzulösen. Das Organ ver-

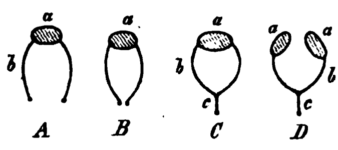


Fig. 152. Schemata für das Verhalten des Geschlechtsapparates der Arthropoden. *a* Keimdrüsen. *b c* Ausführgang.

theilt sich dann nach den beiden Ausführgängen (Insecten). Durch Näherung der Mündungen der Ausführgänge kommt es zu einer gemeinsamen Oeffnung, und daraus leitet sich ein unpaarer Abschnitt der Ausführwege ab (*c*). Viele Arachniden besitzen diese unpaare Strecke in Verbindung mit einem ringförmigen Theile, der von der Keimdrüse in grösserem oder geringerem Maasse vorgestellt wird (*C*). Der Ring ist dann durch einen ererbten (primären) Zustand: die einheitliche Keimdrüse, und einen erworbenen (secundären) Zustand: die Verschmelzung der Ausführwege, gebildet. Wie die Geschlechtsorgane der Krebse die niederste Stufe dieser Reihe vorstellen, so erscheinen die Insecten auf der höchsten, da sowohl die Keimdrüse durch ihre bilaterale Trennung als auch die Ausführwege durch ihre terminale Verschmelzung und Bildung eines gemeinsamen unpaaren Abschnittes am weitesten vom niedersten Befunde sich entfernt haben (*D*). Sowohl an den Keimdrüsen ergeben sich mannichfache Differenzirungen, wie auch an den Ausführwegen, an diesen am grossartigsten und zwar bald an der paarigen, bald an der unpaaren Strecke. Die Befruchtung erfolgt mit Ausnahme der festsitzenden Cirripedien durch Begattung. Dem entsprechend findet sich näher oder entfernter vom Endabschnitte der weiblichen Ausführwege ein Raum zur Aufnahme des Sperma (Receptaculum seminis) durch eine Ausbuchtung einer Strecke der Ausführwege vorgestellt, die zu selbständigeren Anhangsgebilden sich umgestaltet. Endlich tritt noch eine Begattungstasche zur Aufnahme des Penis hinzu.

Ausnehmend mannichfach sind die Organe, welche zum Schutze der bereits aus dem Körper getretenen Eier verwendet werden. Häufig ist ein Theil der Gliedmassen, besonders bei Krustenthieren, in dieser Richtung umgebildet. Aber auch ganze Körperregionen können zu Brutbehältern umgewandelt sein. Aus diesen Beziehungen zur Brutpflege entspringt ein grosser Theil der Verschiedenheit weiblicher und männlicher Individuen. Endlich ist noch, als ein auf alle Theile des weiblichen Apparates modificirend wirkender Umstand, die Quantität der producirten Eier in Anschlag zu bringen, indem aus einer beträchtlichen Vermehrung nicht blos Erweiterungen der ausleitenden Räume, sondern auch vielfältige Umänderungen aller accessorischen Organe abzuleiten sind, die wieder in der Volumzunahme des Weibchens sich aussprechen.

Am männlichen Apparate führen ausser den von den Ausführwegen ausgehenden Differenzirungen wieder die durch die Begattung bedingten Organe zu Complicationen. Wo nicht das ausstülpbare Ende der Ausführwege zur Begattung dient, finden sich besondere Copulationsorgane, an deren Herstellung bald die Gliedmassen (Krebse), bald solche und ganze Metameren (Insecten) betheiligt sind. Den Gliedmassen kommen überdies noch manche andere Beziehungen zum Geschlechtsapparate zu, indem sie als Organe zum Einfangen und Festhalten der Weibchen dienen, und damit in Verbindung stehende Umbildungen aufweisen. So erscheint hier der Geschlechtsapparat in seiner Correlation von grösster Bedeutung für die Gestaltung des Gesammtorganismus.

§ 227.

Unter den Crustaceen treffen wir bei einem Theile der Cirripedien Zwitterbildungen. Hoden wie Eierstöcke sind vielfach verästelte, äusserlich nur durch ihre Lagerung unterschiedene Schläuche. Die Ovarien liegen bei den Lepadiden in dem durch eine Ausstülpung des Mantels gebildeten Stiele verborgen und senden jederseits ein Oviduct zur Mantelhöhle. Bei den Balaniden sind sie in den Mantel eingebettet. Die männlichen Zeugungsdrüsen sind in beiden Familien um den Tractus intestinalis gelagert und vereinigen sich an jeder Seite zu einem Vas deferens, welches, den Enddarm begleitend, mit dem der anderen Seite verbunden am Ende des Postabdomens mündet.

Bei den übrigen getrennt geschlechtlichen Crustaceen zeigt die Einrichtung von beiderlei Apparaten einen hohen Grad der Uebereinstimmung. Nach dem paarigen oder unpaaren Verhalten der Keimdrüsen lassen sich zwei verschiedene Formen des Geschlechtsapparates unterscheiden. Diese sind jedoch unter einander verknüpft durch Verbindung zweier Keimdrüsen zu einem äusserlich unpaaren Organe.

Unpaare Keimdrüsen treffen wir bei den freilebenden Copepoden. Ovarium wie Hoden (Fig. 153. *t*) liegt in der Medianlinie dem Mitteldarm (*v*) auf. Das Ovar entsendet jederseits einen Eileiter, der entweder einfach nach hinten verläuft, oder an seinem Endabschnitte mehrfache als Uterus fungirende Windungen bildet (parasitische Copepoden), oder auf seinem ganzen Wege mit vielfachen Ausbuchtungen (Fig. 154. *B*) zur Aufnahme der Eier besetzt ist (Corycäiden). Der kurze Endabschnitt ist entweder in seinen Wandungen drüsig, oder es sitzt ihm eine besondere Kittdrüse an. Eine Erweiterung des Endabschnittes fungirt als Receptaculum seminis, welches auch in vielen Fällen, z. B. bei Siphonostomen, einen zur Aufnahme des Sperma mit selbständiger Mündung versehenen besonderen Abschnitt vorstellen kann. Bei vielen Siphonostomen ist das Ovarium doppelt; beide Ovarien sind aber häufig einander genähert. Aehnliches bietet sich bei den männlichen Copepoden, von denen die freilebenden einen einfachen, bei den Corycäiden in zwei Hälften getrennten Hoden besitzen, der jederseits in ein besonderes Vas deferens übergeht. Bei manchen Familien ist der rechte Samenleiter rückgebildet. Das häufig gewundene Ende des Samenleiters (Fig. 153. *vd*) dient als Samenblase, in der die Bildung der Spermatophoren geschieht.

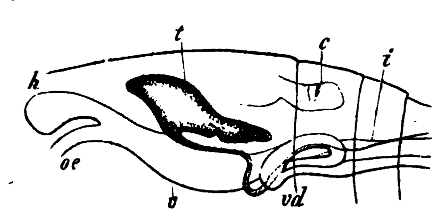


Fig. 153. Darm und männlicher Geschlechtsapparat von Pleuroma. Seitliche Ansicht. *oe* Munddarm. *v* Mitteldarm. *h* Unpaarer Blindsack. *i* Enddarm. *c* Herz. *t* Hoden. *vd* Gewundenes Vas deferens. (Nach Claus.)

Bei den Branchiopoden liegen die Keimdrüsen als getrennte Schläuche zur Seite des Darmcanals. Einfach sind sie bei den Cladoceren, wo sie sich unmittelbar in den wenig veränderten Ausführgang fortsetzen, der sowohl bei männlichen als weiblichen Organen nahe am Körperende mündet. Daran reihen sich die Phyllopoden. Hoden oder Eierstöcke nehmen bald nur den hintern Theil der Leibeshöhle ein, und senden dann von ihrem vorderen Ende einen rückwärts umbiegenden Ausführgang ab (Artemia, Branchipus), oder sie beginnen weiter vorne und lassen den Ausführgang am hinteren Ende oder nahe daran hervorgehen (Holopedium). Ein erweiterter Abschnitt des Oviductes dient bei ersteren als Uterus, ähnlich wie am Samenleiter eine Anschwellung die Samenblase bildet. Diese einfachere Form der Geschlechtsorgane geht bei den meisten Phyllopoden durch Vergrösserung der Keimdrüsen Modificationen ein. Das Ovarium von Limnadia ist mit kurzen taschenartigen Ausbuchtungen besetzt, die bei Apus durch weiter gehende Verästelungen eine gelappte Drüse von bedeutender Ausdehnung herstellen. Dies Organ dient auch als Behälter (Uterus) für die reifen Eier. Formell ähnlich verhält sich der Hoden.

Unter den Arthrostraken waltet eine Trennung der beiderseitigen, meist getrennte Ausmündungen besitzenden Geschlechtsorgane vor. Die weiblichen Organe bestehen bei den Amphipoden aus einfachen, in der Regel an der Basis des fünften Thoracalsegments ausmündenden Schläuchen. Bei den Isopoden (Fig. 154 *C*) sind diese Schläuche sowohl nach vorne als hinten blind geendigt und der Ausführgang entspringt im Verlaufe derselben. Als eigentliche Keimdrüsen sind die Enden der Schläuche anzusehen, indess der übrige grösste Theil einem Oviducte oder Uterus gleichkommt. Die männlichen Organe kommen damit überein, doch trifft sich für die Isopoden eine Eigenthümlichkeit, indem jederseits mehrere Hodenschläuche (Fig. 155 *B*) sich zu einem besonderen Abschnitte vereinigen, aus dem ein engerer, häufig gewundener Ausführgang entspringt. Dieser nimmt entweder seine eigene Ausmündung, oder ist vor der Mündung mit dem der anderen Seite vereinigt.

§ 228.

Unter den Thoracostraken bieten die Schizopoden (Mysis) die einfacheren Geschlechtsorgane. Die weiblichen Organe (Fig. 154. *A*) bestehen aus einer unpaaren Keimdrüse (*o*), an die sich seitlich Ausführwege, zu einem nach vorne zu blindsackartig fortgesetzten Uterus erweitert, anschliessen. An ihrem hinteren Ende senden sie einen kurzen Gang (*od*) zur Geschlechtsöffnung ab. Diese Verbindung beiderseitiger Organe besteht auch für den Hoden. Er wird aus einer Doppelreihe von Drüsenfollikeln gebildet, welche in einen schlingenförmig verlaufenden Canal zusammentreten, der den einfachen, an der Basis des letzten Fusspaares mündenden Ausführgang bildet.

Die Geschlechtsorgane der Decapoden reihen sich durch die gleichfalls bestehenden Medianverbindungen an jene von Mysis an, und erscheinen durch mannichfache Differenzirungen weitergebildet. Die weiblichen Organe werden durch zwei lange, nach vorne und nach hinten ausgezogene und unter einander querverbundene Röhren vorgestellt, die theils als Keimdrüse, aber auch zum grossen Theile als Eileiter und Uterus fungiren. Beim Flusskrebs sind die beiden vorderen Abschnitte als kürzere Lappen gestaltet, indess die beiden hinteren zu einem unpaaren Stücke verschmolzen sind. Ein kurzer Ausführgang begibt sich jederseits zur Geschlechtsöffnung, die bei den Caridinen wie bei den Schizopoden gelagert, bei den Macruren an den Basalgliedern des dritten Fusspaares, bei den Brachyuren dagegen an dem dieses tragenden Körpersegmente angebracht ist. Die Brachyuren sind überdies noch durch eine taschenartige Erweiterung des Ausführganges ausgezeichnet (Samentasche). Der männliche Apparat zeigt die Hoden aus zwei, vielfach gewundenen, vorne der Quere nach unter einander verbundenen Schläuchen dargestellt, die, wie auch die weiblichen Organe, meistentheils im Cephalothorax lagern und nur bei Pagurus ins Abdomen sich einbetten. Sie entsenden bei den letzteren zwei lange, eng gewundene, allmählich sich erweiternde Ausführgänge. Daran schliessen sich die meisten übrigen Decapoden an, doch ergeben sich mannichfache Eigenthümlichkeiten theils in der Ausdehnung der durch die Windungen des Samencanals gebildeten Lappen, theils auch in der Bildung des unpaaren, beiderseitige Drüsen vereinigenden Stückes. Vollständiger ist die Vereinigung der Keimdrüsen bei Astacus. Ein langgewundenes Vas deferens tritt an jeder Seite zur äusseren Geschlechtsöffnung, die in der Regel am Basalgliede des letzten Fusspaares angebracht, bei den kurzschwänzigen Krebsen jedoch am Ende eines, aus einer umgewandelten Gliedmasse hervorgegangenen Penis sich findet. Es erhält sich also nur für den männlichen Apparat die gleiche Ausmündung wie bei den Schizopoden, während die weibliche Oeffnung weiter nach vorne gerückt ist.

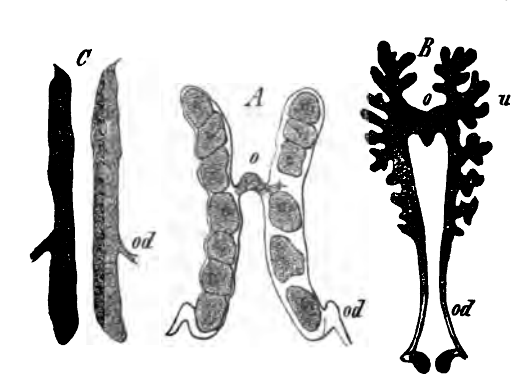


Fig. 154. Weibliche Geschlechtsorgane von Crustaceen. *A* von Mysis. *B* von Sapphirina. *C* von Oniscus. *o* Ovarium. *od* Oviduct. *u* Uterus.

Im Geschlechtsapparat der Stomapoden beginnt der Hoden als feiner unpaarer Schlauch median in der Schwanzflosse, setzt sich nach vorne in eine paarige Strecke fort, aus der ein stark gewundenes Vas deferens

hervorgeht. Jedes begibt sich zu einem der Coxa des letzten Brustfusses entspringenden Penis. Ebenda mündet eine in der Kopfbrust unpaar beginnende Drüse aus. Das Ovar. erstreckt sich hinten unpaar, dann als paariger Schlauch bis zur Kopfbrust. Im dritten Thoracalsegmente geht je ein Oviduct ab, welches im Grunde einer medial gelegenen Tasche mündet. Es waltet hier der Decapodentypus, beim Weibchen durch Näherung der Mündungen modificirt.

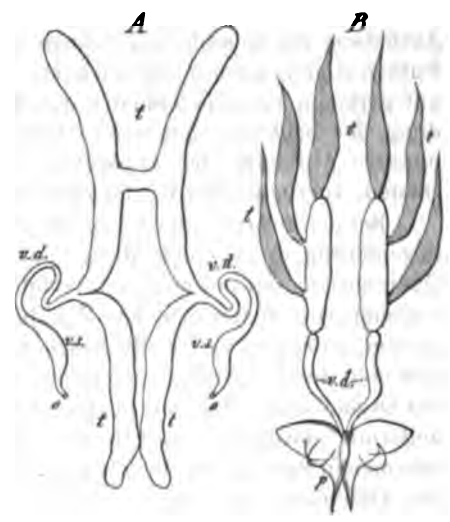


Fig. 155. Männliche Geschlechtsorgane. *A* von Homarus und *B* von Oniscus. *tt* Hoden. *vd* Vas deferens. *vs* Samenblasen. *o* Ausmündung derselben. *p* Begattungsorgane.

Eine Vereinigung der beiden in der Abtheilung der Crustaceen repräsentirten Formen bietet sich bei den Pöcilopoden. Von der einen Form ist die Medianverbindung der beiderseitigen Apparate, von der andern sind die mehrfachen Keimstätten vorhanden, als welche die feinen Endäste des die Geschlechtsorgane zusammensetzenden Netzwerkes sich darstellen. Die weiteren Strecken dienen zu Ausführwegen, bei den Weibchen zur Ansammlung der Eier beträchtlich erweitert, und jederseits in einen Ausführgang fortgesetzt.

§ 229.

Unter den Protracheaten erscheint ein niederer Zustand im weiblichen Apparate. Das Ovarium bildet einen durch ein Septum in zwei Hälften getrennten Körper, von dem ein paariger Eileiter ausgeht, der gewunden nach vorne zieht, um dann in einen erweiterten, als Uterus fungirenden Abschnitt umzubiegen. Nach hinten fortgesetzt gehen diese Canäle erst in der Nähe der Geschlechtsöffnung eine Verbindung zu einer gemeinsamen kurzen Scheide ein.

Am männlichen Apparate sind die beiden Hoden völlig von einander getrennt, jeder mit einem drüsigen Anhange ausgestattet, und in ein langes, in Schleifen gelegtes Vas deferens übergehend. Aus der Verbindung beider Ausführgänge entsteht ein gemeinsamer Ductus ejaculatorius, der gleichfalls am Hinterleibsende mündet.

§ 230.

Bei den Arachniden sind beiderlei Geschlechtsdrüsen in der Regel unpaar oder, wenn paarig, häufig transversal verbunden, und münden

mit getrennten oder vereinigten Ausführgängen weit vorne an der Bauchfläche aus. Ausser accessorischen Drüsenorganen oder besonderen, zur Aufbewahrung und Aufnahme der Samenmassen oder der Eier dienenden Erweiterungen der Ausführgänge, kommen noch äussere Apparate zur Ausleitung der Geschlechtsproducte vor, je nach den Geschlechtern als Ruthen oder Legeröhren bezeichnet. Die männlichen Organe wiederholen mit geringen Verschiedenheiten den Typus der weiblichen. Die Verbindung der beiderseitigen Genitaldrüsen und der daraus hervorgehende unpaare Abschnitt des Apparates erinnert an ähnliche bei den Branchiaten, vorzüglich bei Pöcilopoden bestehende Verhältnisse.

Bei den Scorpionen stellen die Ovarien drei an ihrem hinteren Ende bogenförmig in einander übergehende und ausserdem noch durch vier Queranastomosen mit einander verbundene Längsröhren vor, in deren oft schlauchartig ausgebuchteten Wandungen die Eier entstehen. In den queren, jederseits vier weite Maschen erzeugenden Verbindungen spricht sich eine durch ihre Lage genau jener des Abdomens folgende Gliederung des Organs aus. Aus den beiden äusseren Längsschläuchen gehen spindelförmig erweiterte Oviducte hervor, die wegen des von ihnen aufgenommenen Sperma als Receptacula seminis fungiren, und an der Basis des Abdomens ausmünden.

Auch die Hoden der Scorpione erscheinen als ein Paar schleifenförmiger Canäle mit quer verlaufenden Verbindungen. Zwei auf beide Seiten vertheilte Röhren drücken eine Duplicität aus. Das vorne aus jedem Hoden hervorkommende Vas deferens mündet, mit dem der andern Seite vereinigt, an derselben Stelle, an der beim Weibchen die Geschlechtsöffnung sich findet, nach aussen. Zu dem Vas deferens treten jederseits noch accessorische Organe, in der Regel in Form von zwei Paar verschieden langen Blindschläuchen, die theils als Drüsen, theils als Samenblasen fungiren.

Die Trennung der beiderseitigen Keimdrüsen ist bei den Galeoden ausgeprägt, und bei den Araneen im männlichen Geschlechte allgemein. Die Ovarien stellen zwei Schläuche vor, an deren Aussenfläche sich die Eier und zwar bei den Spinnen auf stielartigen Fortsätzen entwickeln. Bei einigen (Segestria, Oletera) sind die Ovarien durch einen geschlossenen Ring repräsentirt. Aus der Vereinigung der beiden zur Ausleitung der Eier dienenden Ovarialröhren bildet sich ein zuweilen erweiterter Scheidencanal (Galeodes), der an seinem Ende mit einer oder zwei Samentaschen besetzt ist. Solche bestehen noch bei den Araneen, oft mit selbständiger Ausmündung vor der Oeffnung der Scheide. Die männlichen Organe lassen sich bei den Galeoden von den Scorpionen her ableiten, wenn man annimmt, dass die bei jenen bestehenden Queranastomosen der Längsstämme verloren gingen. Bei den Spinnen endlich sind die Längsschläuche auf zwei reducirt.

Bertkau, Ueber d. Generat.-Apparat s. Araneiden. Arch. f. Nat. 1875.

§ 231.

Sowohl bei den Opilioniden als bei Milben ist in der herrschenden Ringform der Keimdrüsen eine gemeinsame Einrichtung gegeben, die sich von der bei den Scorpionen gegebenen Querverbindung der Ovarien ableitet. In ihr spricht sich der unpaare Zustand der Keimdrüse aus, der als der primitivere zu gelten hat. Bei den Opilioniden (Fig. 156. *B. o*) ist diese Ringform am vollständigsten. An der Oberfläche des Ringes bilden sich die Eier, wie bei den Spinnen und Scorpionen, in gestielten Ausbuchtungen, von wo sie in das Innere der Ovarialröhre und von da in den Ausführgang gelangen, der eine beträchtliche Erweiterung (*u*) (Uterus) besitzt. Eine enge gewundene Fortsetzung desselben führt zur ausstülpbaren Legeröhre (Ovipositor) (*op*). Den Ovarialring vertritt bei den Männchen ein Ringcanal, von dem nur ein Abschnitt (Fig. 156. *A t*) den Hoden vorstellt, dessen beide Enden in die den Ring abschliessenden Ausführgänge (*vd*) übergehen. Diese vereinigen sich in einen knäuelförmig gewundenen Abschnitt, aus dem ein erweiterter Canal als Samenblase entspringt und sich an ein der Legeröhre ähnliches und ebenso hervorstülpbares Gebilde, den Penis fügt. Mit dessen Ende verbinden sich noch zwei mächtige Büschel accessorischer Drüsen (*gi*).

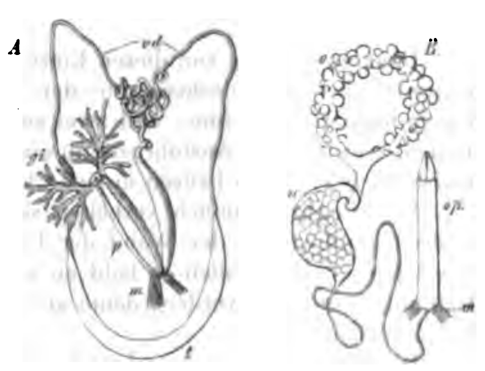


Fig. 156. Geschlechtsorgane von Phalangium opilio. *A* Männliche Organe. *t* Hoden. *vd* Vas deferens. *p* Penis. *m* Retractoren desselben. *gi* Anhangsdrüsen. (Nach Krohn. *B* Weibliche Organe. *o* Eierstock. *u* Uterus. *op* Legeröhre. *m* Retractoren derselben.

Unter den Acarinen ist die Ringform der Keimdrüsen bei vielen noch vollständig erhalten. Im weiblichen Apparate wird der grössere Theil des Ringes durch Beschränkung der Eibildung auf einen kleinen Abschnitt, dem Ausführapparate zugetheilt. Am ausgesprochensten ist das bei Pentastomum, dessen Ovar einem Ringcanal angefügt ist. Das Ovar hat sich hier von letzterem gesondert. Von den Ausführwegen sind die in den unpaaren Abschnitt übergehenden Theile des Ringes häufig zu einem Uterus erweitert, oder dieser wird ausschliesslich vom unpaaren Abschnitte vorgestellt. Letzteres ist auch bei Pentastomum der Fall, dessen Uterus einen bedeutend langen gewundenen Canal bildet. Am männlichen Apparat ist der unpaare Abschnitt der Ausführwege meist sehr verkürzt, und die beiden in ihm sich vereinigenden Theile des Ringes sind zu Samenblasen erweitert. Mit dem unpaaren Abschnitte sind in beiden Geschlechtern Anhangsdrüsen verbunden. Die verschiedenartige Vertheilung der Functionen an demselben Ringcanale führt zu einer Tren-

nung des Ringes in zwei Genitalschläuche, indem in der Mitte des keimerzeugenden Abschnittes des Ringes eine sterile Parthie auftritt. Die beiden Hälften des Ringes vertheilen sich dann, in einzelnen Fällen noch durch einen Canal oder durch indifferentes Gewebe verbunden, nach beiden Seiten, und so gehen Organe hervor, die nur an den Mündungen oder an einem damit zusammenhängenden unpaaren Abschnitte vereinigt sind (Ixodes).

Ganz unabhängig von diesen Einrichtungen verhalten sich die hermaphroditischen Geschlechtsorgane der Tardigraden. Sie bestehen aus einem unpaaren Ovarium, und zwei zu Seiten des Darmcanals liegenden Hoden, welche ihren Ausführgang in einem Samenbehälter einfügen, und meist mit besonderen Drüsen in eine Cloake ausmünden.

Ebenso eigenthümlich verhalten sich die Pycnogoniden, deren Geschlechtsproducte an der Wand der Leibeshöhle entstehen, und durch besondere (bald an allen — bald an nur einem Fusspaare vorhandene) Oeffnungen entleert werden, damit an niedere bei Annulaten bestehende Befunde erinnernd.

Die bei den Crustaceen bestehende Umbildung von Gliedmassen in Begattungsorgane besteht bei den Arachniden nur unter den Spinnen und zwar sind es hier die Palpen, welche bei den Männchen als complicirt gebaute Organe die Uebertragung des Sperma auf die weibliche Genitalöffnung vornehmen.

§ 232.

Die Geschlechtsorgane der Myriapoden stehen in Form und Anordnung jenen der Arachniden am nächsten und münden zum Theil wie jene, weit vorne am Körper, nämlich am dritten Leibessegmente aus. Die Geschlechtsöffnung der Scolopender ist am Hinterleibesende angebracht. Bei den Weibchen sind die Geschlechtsdrüsen entweder äusserlich einfach, einen langgestreckten Schlauch vorstellend, an dessen Innenfläche die Eier Vorsprünge bilden (Juliden, Scolopendriden und Glomeriden); oder sie erscheinen doppelt (Craspedosoma) und vereinigen sich dann an ihrem vorderen Ende, die Oviducte münden von einander getrennt. Bei den Scolopendern ist ein einfacher Oviduct als Fortsetzung des einfachen Ovarialschlauches die Regel, doch ist die Duplicität dieser Organe durch die an beiden Seiten des Ovarialschlauches stattfindende Eibildung ausgesprochen.

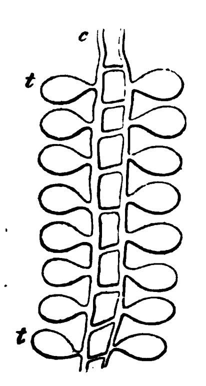


Fig. 157. Männliche Geschlechtsorgane von Julus. t Hodenfollikel. c Ausführgang. (Nach Stein.)

Die accessorischen Organe werden aus zwei Paaren, zuweilen in die Oviducte, meistens direct in die Geschlechtsöffnung ausmündender Gebilde dargestellt, die theils Kittdrüsen, theils Receptacula seminis vorstellen.

Die Duplicität der männlichen Organe ist gleichfalls häufig auf die Ausführgänge und accessorischen Apparate beschränkt. Doch sind manche Glomeriden und Juliden mit einem doppelten Hodenschlauche versehen, der in ein gemeinsames Vas deferens übergeht und durch zahlreiche Querverbindungen zu Einem Organe vereinigt erscheint (Fig. 157). Wo nur Ein Hodenschlauch existirt, da ist er mit einzelnen Follikeln besetzt. Das Vas deferens bleibt selten einfach (einige Scolopendriden) sondern theilt sich in der Regel in zwei, entweder je auf einer kurzen Papille ausmündende (Juliden, Glomeriden) oder sich vereinigende Aeste, die in einen am Hinterleibsende angebrachten kurzen Penis übergehen (Scolopendriden). Der letzte Abschnitt der Ausführgänge ist mit Erweiterungen oder Ausbuchtungen versehen, die zu Ansammlung des Sperma dienen. Dicht vor der Ausmündung inseriren sich noch mehrere Drüsenpaare. In dem Gesammtverhalten des Geschlechtsapparates sind in den getrennten Mündungen Annäherungen an Krustenthiere, in der Bildung ringförmiger Abschnitte Aehnlichkeiten mit den Arachniden unverkennbar.

Stein, F., De Myriapodum part. genital. Berol. 1841.

§ 233.

Bei grösserer Mannichfaltigkeit untergeordneter Verhältnisse lassen die Geschlechtsorgane der Insecten im Ganzen einheitlichere Zustände erkennen. Die Organe liegen mit ihren accessorischen Apparaten fast immer im Abdomen, und münden meist unterhalb oder vor der Analöffnung aus. Das achte Abdominalsegment scheint allgemein die Geschlechtsmündung zu tragen. Nur bei den Strepsiptern ist die weibliche Genitalöffnung weit nach vorne gerückt. Die Keimdrüsen sind in der Regel paarig angelegt und beharren in diesem Zustande, doch bestehen auch Andeutungen einer ursprünglichen Einheit, oder einer Verbindung der beiderseitigen Keimdrüsen, die bei Arachniden und Myriapoden vorhanden war. Jede Keimdrüse setzt sich aus einer verschieden grossen Zahl gleichwerthiger Abschnitte zusammen, die meist röhrenförmig gestaltet, büschelartig gruppirt sind, und zu einem Ausführgange sich vereinigen. Die Ausführgänge beider Keimdrüsen zeigen selten noch getrennte Mündungen. Fast allgemein verbinden sie sich nach verschieden langem Verlaufe und nehmen schon vorher, aus Differenzirungen eines Abschnitts der Wandung entstandene accessorische Organe auf. Bei den weiblichen Individuen sind diese Anhangsorgane der Ausführwege bald durch taschen- oder blasenartige Theile gebildet, die entweder zur Aufnahme des männlichen Begattungsorganes während der Copula dienen (Bursa copulatrix), oder als Drüsenorgane verschiedenster Art (Kittdrüsen) und auch zur Bewahrung des Sperma Receptaculum seminis) in Verwendung kommen. Beim männlichen Geschlechte besitzen paarige Anhangsdrüsen der Ausführwege bedeutende Ausbildung. Ausser diesen finden sich noch als Samenblasen (Vesiculae seminales) fungirende Theile.

Mit dem Ende der Geschlechtswege stehen äussere, meist durch Umgestaltung der letzten Metameren und deren Anhangsgebilde entstandene Organe in Verbindung, die bei den Männchen als Begattungsorgane erscheinen, bei den Weibchen in verschiedener Form (als Legeröhren, Legestachel etc.) erscheinen.

§ 234.

Am weiblichen Apparate ergeben sich die bedeutendsten Modificationen an dem gewöhnlich als »Ovarien« aufgefassten Complexe der Eiröhren.

Die Beziehungen dieser Röhren zur Bildung der Eier sind von den sonst angetroffenen Verhältnissen etwas abweichend. Jede einzelne Eiröhre (Fig. 158) ist an dem einen Ende unter allmählicher Erweiterung an dem »Oviducte« inserirt, während das entgegengesetzte Ende zumeist dünn, häufig sogar in einen feinen fadenförmigen Fortsatz ausläuft. Bei dem Bestehen zahlreicher Eiröhren werden die freien medial gerichteten Enden unter einander verbunden angetroffen. Die Bildungsstätte der Eier trifft sich in jenen Endfäden, deren Zellenmassen die Eikeime vorstellen, welche von hier aus allmählich unter fortschreitender Differenzirung der Eiröhre abwärts rücken. Das Ei ist zwar als Zelle bereits in der eigentlichen Bildungsstätte unterscheidbar, aber es nimmt auf seinem Wege durch die Eiröhre an Grösse zu, und man trifft demnach die grössten Eier am entferntesten von der Bildungsstätte und am nächsten dem Oviducte gelagert, während von hier aus immer kleinere, jüngere Formationen bis gegen das vorhin erwähnte blinde Ende der Eiröhre sich hinter einander reihen. Die einzelnen Eier lassen die Eiröhre in entsprechende Abschnitte oder Kammern getheilt erscheinen. Das allmähliche Herabsteigen der Eier ist

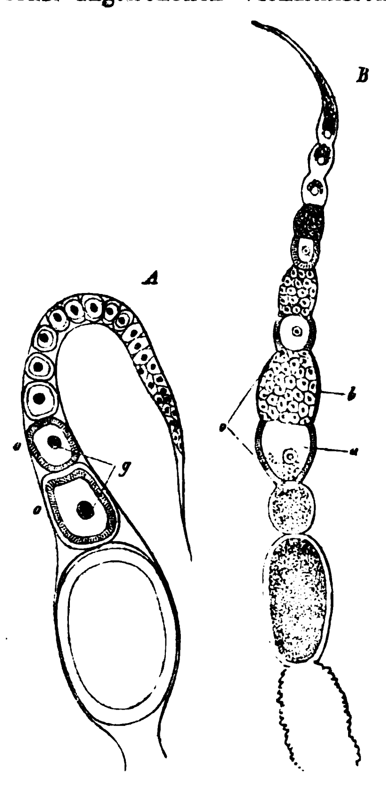


Fig. 158. *A* Eiröhre des Flohes. *o* Ei. *g* Keimbläschen. *B* Eiröhre eines Käfers (Carabus violaceus). *o* Eierfach, in zwei Abschnitte gesondert, davon *a* die Eizelle, *b* das Keimlager bezeichnet. Das Ei des letzten Faches ist entleert, die Eiröhrenwandung collabirt (Nach LUBBOCK.)

nicht nur mit einem Wachsthume verbunden, sondern es erleidet auch die Dottersubstanz mannichfache Veränderungen, und jedes Ei erhält,

besonders im letzten Abschnitte der Röhre, eine äussere cuticulare Umhüllung, das sogenannte Chorion, dessen Bildung von der Epithelschichte der Eiröhre ausgeht.

Bei diesen Vorgängen erfährt mit jedem Uebertritte eines Eies ins sogenannte Oviduct ein Theil der Eiröhre eine Rückbildung, wodurch das nächst vorhergehende Ei dem Oviducte genähert wird. Die Differenzirung des Eies ist von einem terminalen Wachsthume der Eiröhre begleitet, welches die am anderen Ende stattfindende Verkürzung compensirt. Bei manchen Insecten differenzirt sich für jede Eizelle ausser der sie umgebenden Epithellage noch eine Gruppe von Zellen, die als Keimlager den hinter der Eizelle (Fig. 158. *B a*) befindlichen Abschnitt (*b*) der Kammer (*o*) einnimmt, aber von der wachsenden Eizelle allmählich verbraucht wird. Eine Eiröhre oder eine Summe von solchen entspricht also keineswegs einer blos keimbereitenden Zeugungsdrüse, sondern erscheint als ein mit einer viel grösseren Functionsreihe betrautes Organ, von dem nur das blinde Ende einem Ovarium analog ist.

Die Länge oder Kürze der Eiröhren steht mit der Anzahl der Eier in Zusammenhang. Am wenigsten zahlreich sind die Kammern bei den meisten Dipteren, wo nicht selten nur eine (Fig. 160 *o*), häufiger zwei bis drei vorhanden sind. Auch bei vielen Käfern und Hemipteren kommen nur wenige Kammern vor. Länger erscheinen die Eiröhren der meisten Hemipteren und Hymenopteren, und die grösste Kammerzahl ergibt sich bei den Neuropteren, Orthopteren und endlich bei Schmetterlingen, deren 4 Eiröhren durch zahlreiche Kammern perlschnurartig geformt sind.

Gleich grosse Verschiedenheiten ergeben sich in der Anordnung der Eiröhren am sogenannten Oviducte. Bald sind sie in Büscheln vereinigt, bald in Gruppen aufgelöst, bald reihenweise angeordnet.

Von den Eiern (Ova) hat man die sogenannten Pseudova unterschieden, welche Bildungen theilweise durch den Mangel eines Keimfleckes charakterisirt sind, wie die Producte der weiblichen Geschlechtsdrüse gewisser Generationen der Aphiden und Cocciden. Da die Organe mit jenen übereinstimmen, in denen wirkliche Eizellen entstehen, und da dasselbe Individuum Pseudova und Ova zu verschiedenen Zeiten hervorbringen kann, ist es zweckmässig, die Kluft zwischen beiderlei Producten des Eierstocks nicht für so gar tief zu erachten. Jene Gebilde gehören als Glieder in eine bei den Insecten sehr verbreitete Erscheinungsreihe, die mit dem als Parthenogenesis bezeichneten Verhalten beginnt, und bis zu einem scheinbaren Generationswechsel hinführt. Die Gesammterscheinung beruht in einer Emancipation des Eies von der Einwirkung des männlichen Zeugungsstoffes. Im einfachsten Falle besteht an den Eiern keine anatomische Verschiedenheit, ein Theil derselben entwickelt sich ohne vorhergegangene Befruchtung, indess die andern der Befruchtung bedürfen. Die Parthenogenesis der Bienen, Wespen und vieler anderer Insecten gehört hieher. Weiter sondert sich das Verhältniss, indem dasselbe Individuum nicht mehr zur selben Zeit jene Eier produ-

cirt, und dann sind die emancipirten Ovarialproducte meist different zusammengesetzt (Pseudova). Noch weiter vertheilt sich die Bildung jener Eier auf verschiedene Individuen, indem ganze Generationen der Einwirkung des Samens auf ihre Zeugungsstoffe entbehren können (Blattläuse), und dabei zugleich auf eine tiefere Organisationsstufe sinken. Endlich entstehen diese Gebilde in einem noch früheren Entwickelungsstadium des Thieres aus der noch indifferenten Keimdrüse, welcher Befund ebenso wie die anderen, an die er unmittelbar sich anschliesst, von einer geschlechtlichen Differenzirung ableitbar ist (Cecidomyia).

§ 235.

Die beiden, meist kurzen Oviducte münden selten getrennt von einander in einer Einbuchtung des Integumentes (Ephemeriden). In der Regel hat sich diese Buchtung zu einem gemeinsamen Ausführgange (Fig. 159. *ov*) der »Scheide« weitergebildet, mit welcher accessorische Organe, Receptaculum seminis (Fig. 159. *rs*) und Bursa copulatrix (*bc*) verbunden sind. Die nur selten fehlende Samentasche wird durch ein zuweilen mehrfach vorhandenes gestieltes Bläschen dargestellt. Häufig ist das Receptaculum seminis als gleichmässig weiter, gewundener Blindschlauch gestaltet und ist zuweilen noch mit einer Anhangsdrüse versehen.

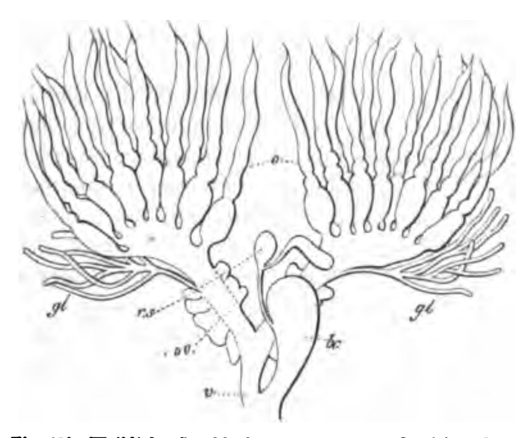


Fig. 159. Weibliche Geschlechtsorgane von Hydrobius fuscipes. *o* Eiröhren. *ov* Oviduct mit Drüsenanhängen besetzt. *gl* Schlauchförmige Drüsen. *v* Scheide. *bc* Begattungstasche. *rs* Receptaculum seminis. (Nach Stein.)

Ein zweites unmittelbar mit der Scheide verbundenes Organ ist die Begattungstasche (Bursa copulatrix), ein weiter, wie eine Ausstülpung der Scheidenwand erscheinender Blindsack (Fig. 159. *bc*). Dieses Organ findet sich nur in einzelnen Ordnungen verbreitet und auch da nicht allgemein. Am beständigsten und nicht selten von sehr beträchtlicher Ausdehnung erscheint die Bursa copulatrix der Käfer, wo sie zumeist einen engen Verbindungscanal mit der Scheide besitzt. Auch bei den Schmetterlingen mündet sie mit engem Gange in die Scheide, verhält sich aber dadurch eigenthümlich, dass sie ausserdem noch einen weiteren Ausführgang unter die weibliche Geschlechtsöffnung sendet und ihn getrennt von jener dort ausmünden lässt. Die Begattung der Schmetterlinge geschieht durch diesen Canal, während der Uebertritt der Spermatozoën aus der

Begattungstasche in das Receptaculum seminis durch den vorhin erwähnten Verbindungsgang mit der Scheide vermittelt wird. Die Einmündungen beider Theile in die Scheide liegen einander gegenüber.

Die accessorischen Drüsenapparate der Scheide bestehen entweder aus einem Paar einfacher und dann meist lang gewundener Canäle (Fig 160. *gl*) (Schmetterlinge, viele Dipteren), oder es sind kurze Blindschläuche (Wanzen). Andererseits bieten sie reiche Verästelungen (Ichneumoniden und Tenthrediniden). Das Secret dieser Kittdrüsen dient zur Befestigung der gelegten Eier, zuweilen auch zu deren Vereinigung in Klumpen.

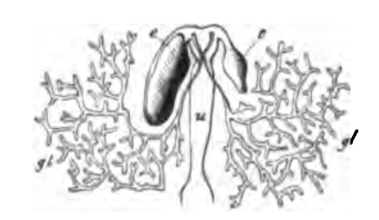


Fig. 160. Weibliche Geschlechtsorgane von Mallophagus. *o* Eiröhre. *u* Uterus. *gl* Drüsen. (Nach R. Leuckart.)

Mit der weiblichen Genitalöffnung stehen in der Regel noch einige wie Klappen erscheinende Integumentstücke in Verbindung, die in ihren Sculpturen immer genau dem männlichen Begattungsapparate angepasst sind; zuweilen sind sie zangenartig gestellt und bestehen aus seitlich gegeneinander wirkenden Fortsätzen.

§ 236.

Die männlichen Geschlechtsorgane der Insecten wiederholen in ihrer Anlage sehr häufig die Formen der weiblichen Organe, so dass auch die einzelnen Abschnitte in beiden nicht selten einander entsprechen. Die immer paarigen, selten zu einem Organe verschmolzenen Hoden werden ganz nach Art der Ovarien aus Blindschläuchen zusammengesetzt, die wiederum in verschiedener Zahl und Grösse, sowie in mannichfaltiger Anordnung sich unter einander verbinden (Fig. 161. 162. *t*). Häufig ist

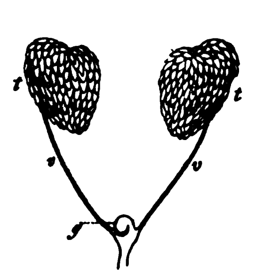


Fig. 161. Hoden und deren Ausführgänge von Acheta campestris. *t* Hoden. *v* Vas deferens. *g* Samenblase.



Fig. 162. Männliche Geschlechtsorgane von Melolontha vulgaris. *t* Hoden. *vd* Vas deferens. *vs* Erweiterter Abschnitt desselben. *gl* Gewundene Anhangsdrüsen.

die Vereinigung der beiderseitigen Hoden bei Schmetterlingen. Zwei einfache, längliche und immer getrennte Hodenschläuche besitzen Dipteren

und Strepsipteren, sowie auch manche Neuropteren. Auch bei manchen Käfern stellt jeder Hoden einen langen, knäuelförmig zusammengewundenen, von einer besonderen Membran umgebenen Blindschlauch dar (Laufkäfer). Aus zahlreichen Schläuchen sind die Hoden der Mehrzahl der Insecten zusammengesetzt. So erscheint jeder Hoden der meisten Hemipteren bald aus mehreren, unter einander zu einem fächerförmigen Organe verbundenen, bald aus vielen getrennten Schläuchen bestehend; diese Form findet auch bei einer grossen Anzahl von Käfern Vertretung. Aus dicht aneinandergereihten und so eine einzige Masse darstellenden Schläuchen oder auch aus runden, traubenförmig gruppirten Bläschen bestehen die Hoden der meisten Orthopteren, und ähnliche Bildungen sind auch bei den Hymenopteren vorhanden.

Die Ausführgänge der einzelnen Hodenschläuche verbinden sich zu Samenleitern und diese jederseits zu einem Vas deferens (Fig. 161. *v*, Fig. 162. *vd*), welches bei enger vereinigten Schläuchen unmittelbar aus letzteren hervorgeht. Die Längenentfaltung beider Samenleiter ist zwar im Allgemeinen nur gering, doch wird sie in manchen Fällen sehr beträchtlich, und dann fungiren die knäuelförmig gewundenen Canäle an erweiterten Strecken als Samenbehälter (Fig. 162. *vs*). Aus deren Vereinigung geht ein gemeinsamer Ausführgang (Ductus ejaculatorius) hervor, der gleichfalls bedeutenden Längeverschiedenheiten unterworfen ist, und nicht minder stellenweise zur Ansammlung des Sperma dient.

Die accessorischen Drüsenorgane, in der Regel paarig, erscheinen wie jene des weiblichen Apparates entweder als lange, gewundene Canäle (Fig. 162. *gl*) oder als kürzere büschelförmig gruppirte oder verästelte Schläuche, an verschiedenen Stellen den Ausführwegen angefügt.

Die männlichen Begattungsorgane der Insecten sind den weiblichen ähnlich und werden aus sehr mannichfaltig gestalteten, die Geschlechtsöffnung umfassenden chitinisirten Leisten und klappenartigen Vorrichtungen zusammengesetzt. Sie theilen sich in solche, welche nur zu einer äusseren Copula dienen, und andere, welche, mit einer Ruthe vergleichbar, die Immissio vollziehen. Die letzteren Bildungen werden entweder durch eine äusserlich angebrachte oder von innen aus hervorstreckbare Röhre dargestellt, in welche der Ductus ejaculatorius sich fortsetzt, und die an ihrem Ende häufig noch zangenähnliche Organe trägt. Bei Käfern ist dies Begattungsorgan von einer im Abdomen verborgenen dickwandigen Chitinkapsel umschlossen, welche häufig eine beträchtliche Grösse und zum Hervorstrecken und Einziehen besondere Muskelapparate besitzt.

§ 237.

Die Samenelemente der Crustaceen zeigen bei grosser Mannichfaltigkeit der Gestalt eine Uebereinstimmung in der Unbeweglichkeit; davon machen die Samenfäden der Cirripedien eine Ausnahme. Fadenförmige, aber unbewegliche Samenelemente besitzen ferner die Isopoden, die Am-

phipoden, auch die Ostracoden, bei letzteren sogar von verhältnissmässig ausserordentlicher Länge. Unter den Schizopoden, wenigstens bei Mysis, bestehen dagegen fadenförmige, und zwar gegen das eine Ende zu hakenartig umgebogene Gestalten. Zellenartige Körper bilden die verbreitetsten Formen. Durch Fortsätze bilden sich an ihnen mancherlei Eigenthümlichkeiten aus, von denen die radiäre Gestaltung in den »Strahlenzellen« des Samen der Decapoden die bemerkenswertheste ist. Auch die Samenfäden mancher Arachniden sowie der Myriapoden scheinen unbeweglich zu sein, wenn auch bei den ersteren die Beweglichkeit innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane erlangt wird.

Die Formbestandtheile des Sperma stellen bei den Insecten bewegliche Fäden vor, die meist nach beiden Enden fein auslaufen. Eigenthümlich ist die Verbindung dieser Fäden zu Büscheln, oder ihre zweizeilige Aufreihung an ein stäbchenförmiges Gebilde, wodurch ein spermatophorenartiges Verhalten entsteht (Orthoptera).

Sechster Abschnitt.

Brachiopoden.

Allgemeine Uebersicht.

§ 238.

Früher meist den Mollusken beigezählt, mit denen sie wenig mehr als den Besitz einer vom Molluskengehäuse noch dazu ganz differenten Schale gemein haben, bilden die Brachiopoden eine kleine und eng abgegrenzte Abtheilung, die ihren Ursprung zum Stamme der Würmer zurückverfolgen lässt. Hier sind es die Chätopoden, also schon höher differenzirte Formen, bei denen sich manche Anschlüsse erkennen lassen, aber nur manche, denn gerade in den wichtigsten Organsystemen ergeben sich so bedeutende Eigenthümlichkeiten, dass es gewagt wäre, auf jene Beziehungen eine bestimmte phylogenetische Behauptung zu gründen. Jedenfalls ist der gesammte Organismus der Brachiopoden im Vergleiche mit Chätopoden und Anneliden total umgestaltet, und lässt nur noch in einzelnen Rudimenten seine verwandtschaftlichen Beziehungen wahrnehmen.

Diese gegenwärtig in hohem Grade isolirte Stellung der Brachiopoden entspricht der geringen Mannichfaltigkeit der lebenden Formen, sowie der Thatsache, dass wir es hier mit einer in früheren Perioden reicher entfalteten Thiergruppe zu thun haben. Schon im Silur treten einige Gattungen auf. Da uns aber auch durch die palaeontologischen Zeugnisse wenig sichere Anhaltepunkte für die Begründung eines Anschlusses an die Würmer geboten werden, dürfte einer Vereinigung mit jenen die selbständige Behandlung vorzuziehen sein. [1])

Wir unterscheiden nur zwei Ordnungen:

1) Ecardines.
   Lingula, Orbicula, Crania.
2) Testicardines.
   Terebratula, Argiope, Waldheimia, Thecidium.

---

1) Eine Verwandtschaft mit Würmern wurde von mir schon in den Grundzügen II. Aufl. dargethan.

Literatur.

Owen, R., On the anatomy of the Brachiopoda. Transact. zoolog. Soc. Vol. I. 1835. — Vogt, C., Anatomie der Lingula anatina. Denkschr. der schweiz. Gesellsch. für die gesammte Naturwissensch. Bd. VII. 1842. — Huxley, Ann. and Mag. Nat. hist. 1854. — Gratiolet, Journal de Conchiliologie. 1857. 60. — Hancock, A. Phil. Transact. 1858. — Lacaze-Duthiers, Sur la Thecidie. Ann. sc. nat. IV. xv. Morse, E., On the systematic position of the Branchiopoda. Proceed. of Boston Soc. of nat. hist. Vol. XV. — Derselbe, Embryology of Terebratulina. Mem. of Bost. Soc. Vol. II. — Kowalevsky, Beobacht. über die Entwickelung der Brachiopoden. Moskau 1874. (russ.)

Körperform.

§ 239.

Für das Verständniss der Körperform namentlich in Beziehung auf die sie auszeichnenden Charaktere ist ein Zurückgehen auf embryonale Stadien nöthig. Hier begegnen wir frühzeitig einem Zustande, in welchem der vorher einheitliche Körper in drei (bei Thecidium in vier) Metameren gesondert ist, und darin den Typus eines Annulaten offenbart. Von der allgemeinen Cilienbekleidung prägt sich bei Terebratulina ein terminaler Wimperkranz aus, wie er gleichfalls vielen Annelidenlarven zukommt. Am mittleren Segmente erscheinen Borstenbündel (Fig. 163. *d*), die wie bei Chätopoden bewegt werden können, während das erste Metamer (Kopfsegment) zu einer schirmförmig über die Mundöffnung sich hinziehenden Ausbreitung sich umformt, die mit langen Cilien umsäumt ist (Argiope). Auch darin ist eine Verwandtschaft mit Wurmlarven (Actinotrocha) nicht zu verkennen.

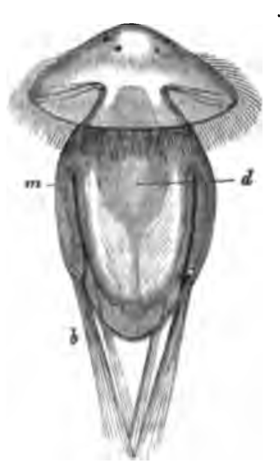


Fig. 163. Larve von Argiope. *m* Mantel. *b* Borstenbündel. *d* Darm. (Nach Kowalevsky.)

Während die Larve mit dem letzten Metamer sich festheftet, bilden sich aus dem mittleren Metamer zwei Erhebungen, welche das erste Metamer einschliessen, und sich zu den beiden Mantellamellen gestalten. An diesen entstehen die beiden Schalen, die als eine dorsale und eine ventrale zu unterscheiden sind, wo sie sich bis zu dem aus dem letzten Metamer hervorgegangenen Stiele erstrecken. Aus der Lage zum Körper ergibt sich für die Schalen eine vollständige Unabhängigkeit von jenen der Mollusken, und in dieser Gehäusebildung liegt zugleich eine die Brachiopoden auszeichnende Eigenthümlichkeit. Wahrscheinlich ist auch diese Gehäusebildung ein Causalmoment für die nicht erfolgende Weiterbildung der begonnenen Metamerie, und steht

ebenso mit dem Festsitzen des Thieres in Zusammenhang, wie aus dieser Lebensweise wieder eine fernere Eigenthümlichkeit, die Ausbildung der Arme verständlich wird.

Wimpernde tentakelartige Fortsätze zur Seite der Mundöffnung erscheinen bei Larven in geringer Zahl. Im ausgebildeten Zustande des Thieres sind sie bei den meisten als zahlreiche Fäden auf spiralig einrollbare Stiele gereiht, welche beiderseits an der Mundöffnung angebracht sind. Im eingerollten Zustande werden diese Arme vorn in der Mantelhöhle geborgen (Fig. 166 *l*), und ihre Ausstreckung scheint durch eine Schwellung zu erfolgen. Sowohl durch die mächtige Ausbildung dieser Arme wie durch die Entfaltung der Mantellamellen wird der übrige Körper auf einen geringeren Umfang reducirt, zumal auch sonst in der Leibeshöhle lagernde Organe in die Duplicatur des Mantels (Mantelräume) sich einbetten können. Durch faltenartige Oberflächenvergrösserung der inneren Blätter der Manteldupplicatur gewinnt der Mantel eine respiratorische Bedeutung und fungirt zugleich als Kieme (Lingula).

Die den Mund tentakelartig umstehenden Fortsätze erinnern an die Tentakel der Bryozoen, die gleichfalls auf armartigen Gebilden (Lophophor) gereiht sein können, es ist aber eine Vergleichung mit diesen Gebilden ebenso wenig durchführbar als mit den Kiemenbüscheln der Tubicolen.

Was endlich den Stiel betrifft, so ist dieser bei den älteren Formen (Lingula) ein langer, zwischen beiden Schalen durchtretender Theil des Körpers, der sogar beweglich erscheint, indess er bei den Testicardines kurz und grösstentheils chitinisirt ist.

Integument, Schale und Arme.

§ 240.

Da die beiden Schalen den Körper, mit Ausnahme des Stieles, bedecken, bleiben nur innerhalb der Mantelhöhle Theile der Körperoberfläche frei, bei geöffneter Schale zu Tage liegend. Mit dem Integumente verbundene Muskeln lassen auch hier das Bestehen eines Hautmuskelschlauches annehmen. Als besondere das Integument auszeichnende Bildungen sind Kalkspicula verbreitet, sowohl im Mantel wie in den Armen vorhanden. Sie sind zuweilen ramificirt, auch sternförmig, oder bilden ein Netzwerk. Bedeutungsvoller sind die Borsten, welche bei den einzelnen Gattungen in verschiedener Anordnung den Mantelrand besetzen. Sie entstehen gleich den Borsten der Chätopoden in drüsenähnlichen Einsenkungen des Integuments, und gehören wie jene zu den Cuticulargebilden. Meist sind es einfache, fein auslaufende Gebilde, an denen eine Querstreifung die allmähliche Abscheidung ausdrückt.

Die Schale zeigt ihre beiden Klappen bei den Ecardines ziemlich gleichartig gestaltet. Dagegen ist bei den Testicardines eine Differenzirung zwischen der dorsalen und ventralen Schalenklappe deutlich hervorge-

treten. Gegen den Stiel zu ist zwischen beiden eine Art Schlossverbindung ausgebildet. Ferner ist die ventrale Klappe in einen schnabelartigen Fortsatz ausgezogen, dessen durchbohrtes Ende dem Stiele zum Durchtritte dient. Von der dorsalen Klappe her ist ein nach innen vorspringendes Gerüste gebildet (Fig. 164 *c*). Es dient als Stütze der Arme.

Bei ihrer ersten Differenzirung zeigt sich die Schale als eine weiche, chitinisirte Substanzschichte, die später verkalkt. Porencanäle durchsetzen die Dicke der Schalenklappen, und werden von zottenähnlichen Fortsätzen des Mantels ausgefüllt. Dazwischen zeigt die feste Schalensubstanz eine Zusammensetzung aus prismatischen Körpern, die bereits bei der ersten Anlage der Schale wahrnehmbar sind, und die eine schräg gegen den Schalenrand geneigte Stellung aufweisen.

Durch die bedeutende Oberflächenvergrösserung, welche die spiralig eingerollten Arme der Brachiopoden in ihrem Tentakelbesatz bieten, werden sie die zur Kiemenfunction geeignetsten Organe vorstellen. Zunächst sind es die tentakelartigen Fädchen, welche zur Vermittelung der Athmung günstige Verhältnisse darbieten. Sie stehen mit den die Arme durchziehenden Blutsinussen in Communication. Sie werden daher in functioneller Beziehung als Kiemen gelten dürfen. An ihrer medial gerichteten Basis sind beide Arme unter einander in Zusammenhang. Eine über der Mundöffnung liegende Falte erstreckt sich beiderseits auf die Arme und hilft eine Rinne abgrenzen, die sich von den Armen nach dem Munde erstreckt. An dem anderen Rande dieser Rinne erheben sich dicht gedrängt die Tentakel oder Cirren in zwei Reihen bis zum Ende der Arme angeordnet.

Muskelsystem.

§ 241.

Ausser der dem Hautmuskelschlauche angehörenden Muskulatur, wie jene des Mantels und der Arme, findet sich bei den Brachiopoden eine Anzahl von selbständigen, die Leibeshöhle durchsetzenden Muskeln (vergl. Fig. 164), welche zum Oeffnen und Schliessen der Schale, sowie zu Drehbewegungen der letzteren dienen. Sie durchsetzen die Leibeshöhle je nach ihrer Function in verschiedener Richtung und nehmen sowohl Ursprung als Insertion von den Schalenklappen, so dass sie als mit diesen entstandene Sonderungen des Hautmuskelschlauches angesehen werden können.

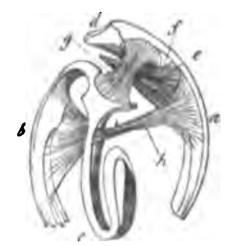


Fig. 164. Muskulatur von Terebratula. *ab* Die beiden Schalenhälften. *c* Das Armgerüste. *d* Der Stiel. *efgh* Muskulatur zum Oeffnen und Schliessen der Schale. (Nach Owen.)

Nervensystem und Sinnesorgane.

§ 242.

Das Nervensystem bietet höchst eigenthümliche Befunde, die allein schon die selbständige Stellung der Brachiopoden rechtfertigen können. Es wird aus Ganglienmassen zusammengesetzt, die in der Nähe des Oesophagus (Fig. 165. *d*) lagern. Ein grösseres Ganglion (*n*) liegt (bei Terebratuliden) quer unterhalb des Oesophagus, oder vielmehr bei der Abwärtskrümmung des Oesophagus hinter demselben. Von ihm aus gehen zwei Nervenstämme, Anschwellungen darbietend (*n'*), nach hinten und laufen in Nerven zum Stiele aus. Von den Anschwellungen dieser Stämme entspringen die Nerven der ventralen Mantellamelle. Aus dem grossen Ganglion dagegen geht jederseits ein Nervenstamm zu der dorsalen Mantellamelle, sowie ein Nerv zu den Armen ab. Zwei feine Fädchen umfassen den Oesophagus, um vor demselben, und damit an seiner dorsalen Seite in ein kleines Ganglion überzugehen, welches mit dem andern durch eine Commissur verbunden ist. Somit ist ein Schlundring hergestellt, und es fragt sich nur, ob die kleinen oberen Ganglien Cerebralganglien vorstellen. Dann fände sich die Eigenthümlichkeit, dass die Nerven für die Arme aus ventralen Ganglien entsprängen, und man könnte die Arme selbst nicht gut den Tentakelbildungen der Würmer für homolog halten, wenn nicht etwa eine Lageveränderung ganglionärer Theile im Schlundringe nachweisbar wäre. Die ventrale Ganglienmasse scheint mit einer zusammengezogenen Bauchganglienkette verglichen werden zu dürfen, doch sind zu einer

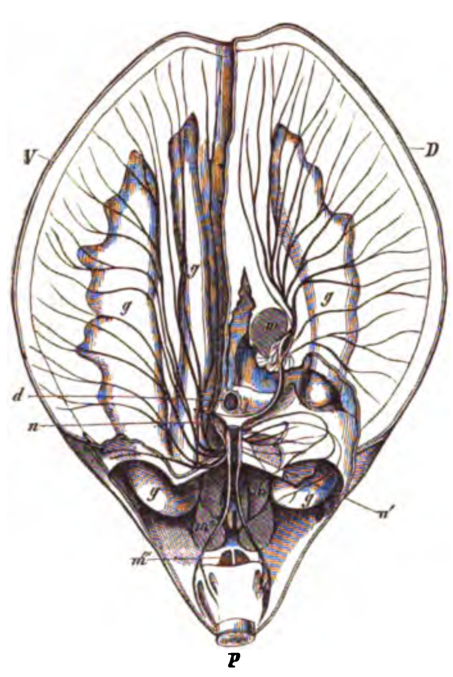


Fig. 165. Nervensystem von **Waldheimia** von der dorsalen Fläche aus. Die dorsale Schalenklappe ist entfernt, ebenso die linke Hälfte des dorsalen Mantels *D*. *V* Linke Hälfte der ventralen Mantellamelle. *P* Stiel. *d* Oesophagus, durchschnitten. (Ein Paar vor dem Oesophagus liegender Ganglien, die durch dünne Fädchen mit dem Ganglion *n* verbunden sind, sind nicht angegeben.) *n* Vorderes, *n'* hinteres Oesophagealganglion. *g g* Geschlechtsorgane. *m* Occlusor-Muskel. *m'* Divaricator. *m''* Ventraler Adjustor. *m'''* Accessorischer Divaricator. (Nach A. Hancock.)

sicheren Vergleichung noch genauere thatsächliche Unterlagen unerlässlich.

Die geringe Ausbildung oberer Ganglien steht im Zusammenhange mit dem Mangel höherer Sinneswerkzeuge, der übrigens ein erworbener zu sein scheint, denn bei Larvenformen deuten vier auf dem ersten Segmente befindliche Pigmentflecke auf Sehorgane (Fig. 163), und lassen vermuthen, dass bei den Stammformen Augen vorhanden waren. Zwei bei einer anderen Larve dem Nervencentrum angelagerte Bläschen deuten in ähnlicher Weise auf die frühere Existenz von Hörorganen hin.

Darmcanal.

§ 243.

Bei den Brachiopoden beginnt das Darmrohr mit der in der Mantelhöhle zwischen den beiden Armen gelagerten Mundöffnung, von wo es ohne alle accessorischen Organe als ein meist kurzer Canal in den erweiterten Mitteldarm (Fig. 166 *d'*) steigt, der meist als Magen bezeichnet wird. Der daraus hervorgehende Abschnitt verläuft bei Lingula in eine zur rechten Seite umbiegende Darmschlinge, welche in der Mantelhöhle zum After tritt. Dieses letzte Darmstück ist bei den Testicardines rudimentär, indem es mit einem gegen die ventrale Schalenklappe gerichteten Blindsack endigt, von dem zuweilen noch ein solider Strang, vielleicht ein obliterirter Darmrest, fortgesetzt ist. Zuweilen ist das Ende bulbusartig erweitert.

Als besondere Eigenthümlichkeit ist die Befestigungsweise des Darms hervorzuheben. Vom Mitteldarm geht nämlich eine zur Körperwand verlaufende Lamelle aus, das Gastroparietalband, welches damit eine Art Scheidewand in der Leibeshöhle vorstellt. Ich möchte darin ein Dissepiment erkennen, welches mit der bereits hervorgehobenen Metamerie in Zusammenhang steht. Eine Begründung dieser auf Anneliden Bezug nehmenden Deutung wird durch das Verhalten zu den Excretionsorganen ausgedrückt. Eine zweite Lamelle, das Ileoparietalband, befestigt in ähnlicher Weise den Enddarm.

Von Differenzirungen der Darmwand treffen sich nur am Mitteldarme beachtenswerthe Gebilde. Sie erscheinen in der Form verästelter Schläuche, die bei Manchen mit vielen Oeffnungen (Crania), bei anderen in mehrere (4) Ausführgänge vereint (Lingula) in die oben als Magen bezeichnete Darmerweiterung oder auch hinter derselben einmünden. Bei den Angelschaligen sind sie mächtiger entwickelt auf zwei seitliche Drüsengruppen vertheilt, welche den Magen umgeben und von jeder Seite meist mit mehreren Ausführgängen mit ihm in Verbindung stehen (Fig. 166 *h'*).

Leibeshöhle und Kreislaufsorgane.

§ 244.

Die Leibeshöhle zerfällt durch die in sie eingebetteten Organe, wie durch die Muskeln, die sie durchsetzen, in mannichfache mit einander verbundene Räume, welche mit dem Gefässsystem zusammenhängen und somit blutführende Bahnen vorstellen. Diese setzen sich auch in die Mantellamelle wie in die Arme als Sinusse fort, in ersterer nach der Peripherie zu sich theilend, und so eine regelmässige Anordnung darbietend. In solchen Räumen verzweigt sich der Gefässapparat. In der allgemeinen Disposition desselben ist nur hervorzuheben, dass die grossen Stämme dorsal auf dem Darme verlaufen, worin Anklänge an die Verhältnisse bei Würmern gefunden werden können. Im Speciellen bedarf aber auch dieses Organsystem noch erneuter Durchforschung.

Als Herz wird ein sackartiges über dem Magen liegendes Organ angesehen, welches einen von vorne über der Speiseröhre verlaufenden Gefässstamm empfängt und seitliche Stämme absendet. Der erstere wird als zuführendes Gefäss (Vene) betrachtet. Er scheint das Blut aus Lücken zu sammeln, welche um den Darmcanal sich vorfinden. Zwei aus dem Herzen hervorgehende seitliche Gefässe sind bei den Testicardines (Waldheimia) eine kurze Strecke weit vereinigt. Bei den Angellosen (Lingula) treten sie erst später von einem medianen, auf dem Darme nach hinten verlaufenden Längsstamme ab. Beide Arterienstämme, die man als Aorten bezeichnet hat, theilen sich bald in zwei Aeste, davon einer nach vorne, der andere nach hinten seinen Weg nimmt. Der vordere stellt die dorsale Mantelarterie vor, die in einen medianen und einen lateralen Zweig gespalten, den Mantel und in ihm liegende Organe versorgt. Vom lateralen Zweige verlaufen kleinere Arterien in den Mantellacunen zum Rande und münden dort nach mehrfachen Theilungen. Der hintere Ast der Aorta spaltet sich gleichfalls in zwei Arterien. Die eine verläuft medianwärts und bildet, mit der gleichen Arterie der anderen Seite sich vereinigend, einen zum Stiel gelangenden Arterienstamm. Die andere Arterie wendet sich nach vorne, um wieder in zwei Zweige getheilt im ventralen Mantellappen auf ähnliche Weise wie die dorsale Mantelarterie sich zu verästeln. An den beiden Mantelarterienpaaren findet sich je ein beutelförmiger Anhang, ein accessorisches Herz. Aus den Enden der Arterien scheint das Blut in weitere, sowohl im Mantel als zwischen den Eingeweiden und um die Muskeln befindliche Lacunen zu gelangen, welche mit einem complicirten, die Arme durchziehenden, in einen zuführenden und rückführenden Abschnitt getheilten Canalsystem zusammenhängen.

Da der Mantel eine secundäre Bildung vorstellt, sind danach auch seine Blutgefässe zu beurtheilen. Es treten damit die Mantelarterien in den Hintergrund und dann gelangen die dem Darme folgenden Hauptstämme zu höherer morphologischer Bedeutung. Das Herz erscheint als

eine einseitige Erweiterung des Längsstammes, und ähnliches gilt von den accessorischen Herzen der Mantelarterien.

Excretionsorgane.

§ 245.

Von den unter den Würmern vorhandenen Excretionsorganen treffen sich die an das Bestehen einer Leibeshöhle angepassten Formen auch bei den Brachiopoden in Verbreitung, und zwar unter wesentlich übereinstimmendem Verhalten. Gleich den Schleifencanälen der Anneliden besitzen diese Organe eine äussere und eine innere Mündung, so dass ich keinen Anstand nehme, sie jenen Gebilden für homolog anzusehen, wie auch ihre Function modificirt sei. Sie bestehen entweder zu zwei Paaren oder sind nur in einem Paare vorhanden. Im ersteren Falle gehören zwei Canäle der sogenannten dorsalen, zwei der ventralen Hälfte an (Rhynchonella), was auf zwei Metameren verweist, die in diesen Theil des Körpers übergingen. Die dorsalen fehlen bei Lingula und den Terebratuliden. Die meist in der Nähe der Armbasis nach aussen geöffneten Canäle münden nach bogenförmigem Verlaufe in die Leibeshöhle mit einer durch radiale Faltungen ausgezeichneten trichterförmigen Erweiterung (Fig. 166. *r*).



Fig. 166. Laterale Ansicht der Organisation von Waldheimia australis. *D* Dorsale, *V* Ventrale Oberfläche. *P* Stiel. *l l* Arme, spiralig eingerollt. *br* Kiemenfäden. *c* Vordere Wand der Eingeweidehöhle. *d* Oesophagus. *d'* Mitteldarm. *h* Leber. *h'* Mündungen derselben in den Mitteldarm. *r* Innere Oeffnung des rechten Oviductes (vom linksseitigen sind nur einige Falten bemerkbar). *e* Armcanal. *m m' m'' m°* Muskeln zur Bewegung der Schalenklappen. (Nach A. Hancock.)

Diese Mündung durchsetzt das Ileoparietalband, und wird dadurch gegen den Pericardialraum gerichtet. Das Ileoparietalband steht damit zur inneren Mündung in einem mit einem Dissepimente von Würmern übereinstimmenden Verhalten (vergl. oben § 243).

Obgleich die Wandungen dieser Canäle durch Vorsprünge, zottenartige Fortsätze oder Faltungen eine drüsige Beschaffenheit zu besitzen scheinen, so ist bezüglich ihrer Function nur ihr Verhältniss zu den Geschlechtsorganen näher bekannt, welches sie als Oviducte erscheinen lässt, und sie in dieser Weise bisher auch deuten liess. Nachdem schon bei Gephyreen und Anneliden die Schleifencanäle dem Geschlechtsapparat dienstbar wurden, kann es nicht befremden, auch hier sie in demselben Verhalten anzutreffen, wobei nicht ausgeschlossen ist, dass sie auch excretorische Verrichtungen vollziehen.

Geschlechtsorgane.

§ 246.

Bei einem Theile der Brachiopoden sind die Geschlechtsorgane hermaphroditisch angelegt, so dass die Trennung der Geschlechter zu den Ausnahmen zu gehören scheint (Thecidium). Die Organe bestehen nur aus den Keimdrüsen, Bildungsstätten für Sperma und Eier. Sie bilden bei den ersteren vier Drüsenmassen, zwei bei Thecidium. Bei den Ecardines lagern sie in der Leibeshöhle, theilweise den Darm und die Muskeln umgebend, bei den Testicardines sind sie als wulstförmige Massen in die Räume beider Mantellappen (Fortsetzungen der Leibeshöhle) vertheilt (Fig. 165. *g*), in beiden Fällen an die Verhältnisse der Geschlechtsorgane der Anneliden und Gephyreen erinnernd. Bei den Getrenntgeschlechtlichen sind diese in dem einen Falle Ovarien, im andern Hoden. Auf welche Weise die ei- und samenbildenden Stellen bei den Hermaphroditischen sich zu einander verhalten, ist unbekannt. Die Geschlechtsproducte gelangen von ihren Bildungsstätten in die Leibeshöhle.

Bezüglich der Ausführwege kommen die bei den Excretionsorganen aufgeführten Bildungen in Betracht, so dass auch hier ein ursprünglich fremder Apparat als Oviduct wie als Samenleiter fungirt.

Siebenter Abschnitt.

Mollusken.

Allgemeine Uebersicht.

§ 247.

Für den Stamm der Mollusken bietet sich im allgemeinen Verhalten des Körpers wie seiner einzelnen Organsysteme eine genaue Begrenzung dar. Durch den Mangel einer äusserlich allgemein ausgesprochenen Metamerie erscheint der Körper einheitlicher als bei Arthropoden und bei Annulaten unter den Würmern, wenn auch in mancherlei Organen noch erkennbare Spuren einer Metamerie bestehen. Die Lagerung des centralen Nervensystems über dem Schlunde, und seine Verbindung mit unterhalb des letzteren liegenden Ganglien oder den Schlund umfassenden Commissuren ergänzt im Zusammenhalte mit einem stets dorsal gelagerten Herzen den typischen Charakter dieser Abtheilung, wozu endlich noch die allgemein verbreitete Entfaltung dorsaler Schalenbildungen tritt.

Das gänzliche Zurücktreten der ursprünglichen Metamerie, sowie die selbst zwischen den einzelnen hier vereinigten Classen bestehende Kluft, finden in dem palaeontologisch frühzeitigen Auftreten der meisten Classen der Mollusken zureichende Erklärung, welche zugleich die gegenwärtig lebenden Weichthiere als einen ausserordentlich kleinen Bruchtheil des formenreichen, nur in relativ wenigen Abtheilungen fortgesetzten Thierstammes erscheinen lässt. Bezüglich der Phylogenie der Mollusken ist noch Vieles unsicher, allein die auf eine Metamerie des Körpers sich beziehenden Verhältnisse der inneren Organisation lassen verwandtschaftliche Beziehungen mit gegliederten Organismen erkennen, die ihre nächsten Verwandten unter den Würmern haben.

Wenn wir auch die einzelnen Abtheilungen als niedere und höhere zu einander ordnen können, so ist doch bei den meisten derselben die Weiterbildung nicht für alle Organsysteme gleichmässig erfolgt, und wir vermögen bei allen, die Verwandtschaft mit niederen Formen documentirende Einrichtungen nachzuweisen.

Bezüglich einer systematischen Uebersicht gebe ich folgende Darstellung, und bemerke dazu, dass vorzüglich betreffs der engeren Abtheilungen manche von den älteren Auffassungen sich noch weiter entfernende Veränderungen sich in Aussicht zeigen.

I. Placophora.

Chiton, Cryptochiton.

II. Conchifera [1]).

Lamellibranchiata.

Asiphonïa.

Ostrea, Anomia, Pecten, Mytilus, Arca, Anodonta, Unio.

Siphoniata.

Chama, Cardium, Cyclas, Venus, Tellina, Mactra, Solen, Pholas, Teredo.

Scaphopoda [2]).

Dentalium.

Gasteropoda [3]).

Prosobranchiata.

Chiastoneura.

Zeugobranchia.

Fissurella, Haliotis.

Anisobranchia.

Patella, Trochus, Littorina, Cyclostoma, Rissoa, Paludina. Turritella.

Orthoneura.

Nerita, Janthina, Valvata, Sigaretus, Marsenia, Cypraea, Cerithium, Strombus, Pterocera, Dolium, Cassis, Tritonium, Voluta, Harpa, Buccinum, Nassa, Purpura, Murex.

Heteropoda [4]).

Atlanta, Carinaria, Pterotrachea.

Opisthobranchiata.

Tectibranchiata.

Bulla, Aplysia, Pleurobranchus.

---

1) Für die Zusammenfassung aller Mollusken mit Ausschluss der Chitonen in eine grosse Abtheilung, die ich als Conchiferen bezeichne, war mir die grosse Bedeutung massgebend, welche der Schale als einer die gesammte Organisation dieser Thiere beherrschenden Einrichtung zuerkannt werden muss. Wenn aber dadurch die Placophoren sich schärfer abscheiden, so sehe ich darin doch keinen zureichenden Grund, sie ganz aus dem Molluskenstamme zu entfernen, da in ihrer Organisation Vieles nur mit den Conchiferen übereinstimmendes, und sie deshalb an diese anschliessendes, zu erkennen ist. Ich sehe die Placophoren als den Ueberrest einer Abtheilung an, die einerseits aus den Solenogastres (S. 185) verwandten Formen sich herausbildete, andererseits die Vorläufer der Conchiferen darstellte.

2) Die Scaphopoden bilden eine sowohl mit Lamellibranchiaten, als mit Gasteropoden verwandte Abtheilung, die aber keineswegs als ein einfaches Zwischenglied aufgefasst werden kann.

3) Unter den Gastropoden sind die in vielen Beziehungen ältesten Formen die Zeugobranchien.

4) Die Heteropoden sehe ich als eine von den Prosobranchiaten abgezweigte, mit den Orthoneuren näher verwandte Ordnung an, die aber Eigenthümlichkeiten ausgebildet hat, welche sie jenen nicht gleichwerthig erscheinen lassen.

Nudibranchiata.
Tritonia, Polycera, Aeolidia, Phyllirhoë, Doris, Phyllidia, Pleurophyllidia.
Sacoglossa.
Elysia, Limapontia, Placobranchus.
Pulmonata[1].
Branchiopneusta.
Lymnaeus, Planorbis, Auricula.
Nephropneusta.
Helix, Bulimus, Clausilia, Limax, Arion.
Pteropoda[2].
Thecosomata.
Hyalea, Cleodora, Chreseis, Cymbulia.
Gymnosomata.
Clio, Pneumodermon.
Cephalopoda[3].
Tetrabranchiata.
Nautilus.
Dibranchiata.
Decapoda.
Spirula, Sepia, Sepiola, Loligo.
Octopoda.
Octopus, Tremoctopus, Eledone, Argonauta.

Literatur.

CUVIER, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Molluques. Paris 1817. — VAN BENEDEN, Exercices zootomiques. Fasc. I. II. Bruxelles 1839. — QUOY u. GAIMARD, Voyage de l'Astrolabe. Zoologie. — DELLE CHIAJE, Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore. Napoli 1841—44. — SOULEYET, Voyage de la Bonite. Zoolog. T. II. Paris 1852. — LEUCKART, R., Zoolog. Untersuch. III. Giessen 1854. — GEGENBAUR, C., Unters. üb. Pteropoden u. Heteropoden. Leipzig 1855. — KROHN, A., Beitr. z. Entw. d. Pteropoden u. Heteropoden. Leipzig 1860. — LANKESTER, Ray., Contrib. to the develop. of the Mollusca. Philosoph. Transact. 1875. — v. JHERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems u. Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

Placophoren: v. MIDDENDORFF, Anat. v. Chiton. Mém. Acad. de St. Pétersbourg. VI. VI. 1849. — LOVÉN, S., Öfvers. K. Vet. Acad. Förhand. Stockholm 1855. (Arch. f. Nat. 1856.)

Lamellibranchiaten: POLI, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome. III Tom. 1791—1795. — BOJANUS, Ueber die Athem- und Kreislaufwerk-

---

1) Die Organisation der beiden Abtheilungen der Pulmonaten scheint mir nicht so bedeutend zu divergiren, dass sie als den beiden anderen Gastropoden-Ordnungen gleichwerthig gelten könnten. Bezüglich mancher den Nephropneusten zugerechneten Gattungen, z. B. Onchidium, ist ein sicheres Urtheil noch nicht möglich.

2) Die Pteropoden geben in manchen Organisationsverhältnissen eine Verwandtschaft mit den Cephalopoden kund, doch kann diese nur als eine sehr ferne aufgefasst werden.

3) Den nur durch eine lebende Gattung repräsentirten Tetrabranchiaten gehörten wahrscheinlich die meisten der ältesten fossilen Formen an, welche uns zugleich eine bedeutende Mannichfaltigkeit beurkunden.

zeuge der zweischaligen Muscheln. Isis 1819. 1820. 1827. — DESHAYES, Art. Conchifera in Todd's Encyclopaedia. Vol. I. 1836. — GARNER, On the anatomy of the lamellibranchiate Conchifera. Transact. zoolog. Soc. London. Vol. II. 1841. — QUATREFAGES, Anatomie von Teredo. Ann. des sc. nat. III. XI. — LOVÉN, S., Bidrag till kännedomen om utvecklingen of Moll. acephala. Kongl. Vetensk. Acad Handl. Stockholm 1850. — KEBER, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Weichthiere. 1851. — DAVAINE, C., Sur la générat. des Huitres. Paris 1853. — v. HESSLING, Die Perlmuscheln. Leipzig 1859. — LACAZE-DUTHIERS (Anatomie von Anomia). Ann. sc. nat. IV. II. — L. VAILLANT, Sur la fam. de Tridacnides. Ann. sc. nat. V. IV. — SABATIER, A., Études sur la moule commune. Mém. de l'Acad. des Sc. de Montpellier. 1877.

Scaphopoden: LACAZE-DUTHIERS, Hist. nat. organis. développment etc. du Dentale. Paris 1858.

Gasteropoden: NORDMANN, Monographie des Tergipes Edwardsii. Mém. de l'Acad. Impériale de St. Pétersbourg. IV. 1843. — ALDER and HANCOCK, Monograph of the british Nudibranchiate Molluska. Ray Soc. I—VII. 1845—55. — HANCOCK and EMBLETON, On the anatomy of Eolis. Ann. and Mag. of nat. hist. XV. 1845. — Dieselben, On the anatomy of Doris. Philos. Transact. 1852. T. II. — HANCOCK, Anatomy of Doridopsis. Transact. Linn. Soc. XXV. — LEYDIG, Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. II. — HUXLEY, On the morphology of cephalous Mollusca. Phil. Transact. 1853. — BERGH, Bidrag til en Monographi of Marseniaderne. Kongl. dansk. Vidensk. Selsk. Skrifter. 1853. — Derselbe, Anatomisk Undersögelse of Fiona atlantica. Vidensk. Meddelelser for 1857. — Derselbe, Anatomisk Bidrag til Kundskab om Aeolidierne. Danske Videnskab. Selskabs Skrifter. 1864. — Derselbe, Bidrag til en Monographi of Pleurophyllidierne. Naturhist. Tidsskrift. 3 Räkke. 4 Bind. 1866. — Derselbe, Bidrag til en Monographi of Phyllidierne. ebend. 5 Bind. 1869. — Derselbe, Malacolog. Untersuch. Heft I—X. Wiesbad. 1870—76. — CLAPARÈDE, Anatomie u. Entwickelungsgesch. der Neritina fluviatilis. Arch. f. Anat. 1857. — Derselbe, Beitrag zur Anat. des Cyclostoma elegans. ibid. 1858. — LACAZE-DUTHIERS, Anatomie du Pleurobranche. Ann. nat. sc. IV. XI. — Derselbe, Anat. et l'Embryogénie des Vermets. Ann. sc. nat. IV. XIII. — LAWSON, Anat. etc. of Limax maximus. Quart. Journal of micr. Sc. 1863. — FOL, H., Sur le développement des Hétéropodes et des Gastéropodes pulmonées. Comptes rendus. T. LXXXI. No. 11 et 18. Archives de zoologie T. V.

Pteropoden: ESCHRICHT, Ueber d. Clione borealis. Kopenhagen 1838. — FOL, H., Sur le développement des Pteropodes. Archives de zoologie. T. IV.

Cephalopoden: GRANT, Ueber Loligopsis. Transact. zool. Soc. 1835. — OWEN, Memoir on the Pearly Nautilus. London 1832. — Derselbe, Art. Cephalopoda in Todd's Cyclopaedia. I. 1836. — VALENCIENNES, Nouvelles recherches sur le Nautile flambé. Archives du Museum. 1841. — PETERS, Anatomie der Sepiola. Arch. f. Anat. 1842. — KÖLLIKER, Entwickelungsgesch. der Cephalopoden. Zürich 1844. VAN DER HOEVEN, Bijdragen tot de Ontleedkundige Kennis aangaande Nautilus pompilius. Amsterdam 1856. — GRENACHER, Zur Entwick. d. Cephalopod. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. XXIV. S. 419. — FOL, H., Note s. l. développement des Mollusques ptéropodes et céphalopodes. Arch. de zool. T. III. — BOBRETZKY, Untersuch. über die Entwickelung der Cephalopoden. Nachr. d. k. Gesellsch. der Freunde d. Naturkenntniss etc. zu Moskau. Bd. XXIV. (Russ.)

Körperform.

§ 248.

Die Gestaltung des Molluskenkörpers ist durch den Einfluss der von den Schalenbildungen beherrschten Lagerungsverhältnisse vieler Organe

auf die Körperform als eine so sehr modificirte zu betrachten, dass eine den Ausgangspunkt darstellende Grundform nur aus der Vergleichung früher Embryonalzustände mit manchen ausgebildeten Formen erkannt werden kann. Für die Placophoren besteht eine wurmartige Larvenform, und bei gymnosomen Pteropoden wird durch mehrfache Wimperkränze eine ähnliche äussere Metamerie beurkundet. Die hierin ausgesprochenen Beziehungen erhalten sich bei den Placophoren im ausgebildeten Zustande wenigstens am dorsalen Körpertheile. Indem dieser vom ventralen durch eine Furche sich absetzt, werden zwei Strecken unterscheidbar, die als »Mantel« und »Fuss« für die Conchiferen trotz vielfacher Umbildungen fortbestehen. Durch die bereits bei den Solenogastres (vergl. S. 139) angedeutete Sonderung einer rinnenförmigen ventralen Fläche werden verwandtschaftliche Beziehungen zu diesen erkannt, welche in dem Befunde des Nervensystems Bestätigung finden.

Lamellibranchiaten und Gastropoden, wie die thecosomen Pteropoden, lassen an einem der späteren Oberfläche des Kopfes entsprechenden Abschnitte einen mächtigen Wimperkranz auftreten, der später von einem besonderen symmetrisch gestalteten lappenartigen Fortsatz, dem Velum, getragen wird. Aus der Verbreitung des Wimpersegels in sonst divergenten Abtheilungen geht dessen primitive Bedeutung zur Genüge hervor, und ist von um so grösserer Wichtigkeit, als wir in diesem Organ den auch bei vielen Würmern die gleiche Stelle des Körpers umsäumenden Wimperkranz erkennen (vergl. § 107). Das Velum der Mollusken darf demnach als ein aus niederem Zustande ererbtes Organ beurtheilt werden.

Unterhalb des Velums entsteht die Anlage des zur Darmhöhle führenden Mundes. Gemeinsam mit den Placophoren tritt bei den Lamellibranchiaten die Bildung einer dorsalen Schale der Fortsetzung des Darmrohrs zum aboralen Körperpole nicht entgegen, da dieses Schutzorgan sammt dem es tragenden Mantel bei ersteren dem Gesammtkörper angepasst bleibt, und bei den letzteren eine vorwiegend laterale Ausbildung nimmt. Es ist daher eine vom Mundpole bis zum Afterpole ziehende Hauptaxe unterscheidbar, welche von zwei verschieden differenzirten Nebenaxen gekreuzt wird: die dorso-ventrale und die transversale oder Queraxe. Dem Körper kommt demgemäss hier die eudipleure Grundform zu, die bei Würmern und Gliederthieren herrschte.

Anders gestalten sich diese Verhältnisse bei den Gastropoden, deren dorsale, mützenähnlich geformte Schale allmählich den grössten Theil des Körpers umschliesst, und ausser Kopf und Fuss nur eine kleine Strecke der Oberfläche des Leibes zu Tage treten lässt. Während im vorerwähnten Falle die Schale dem Körper sich anpasst, erfolgt hier eine Anpassung der Weichtheile des Körpers an die einheitliche Schale. Daraus gehen asymmetrische Formen des Körpers hervor und der aborale Körperpol trägt nicht mehr den After, der in Folge einer durch die Gehäusebildung bewirkten Krümmung des Darmes eine laterale Lagerung gewinnt. Von da aus können alle die mannichfachen, von der symmetrischen Grund-

form abweichenden Formdifferenzen des Gastropodenkörpers beurtheilt werden.

Die primitive Uebereinstimmung der mit dem Besitze der Schale erworbenen Körperform erleidet schon innerhalb der Gastropoden manche Modificationen, indem das durch das Velum ausgezeichnete Stadium nicht immer zur Ausbildung kommt, wie es auch bei den Cephalopoden bis jetzt vermisst wurde. Auch für diese Classe ist die Körperform und die Lage der Eingeweide aus einem ursprünglich allgemeinen Besitz einer Schale ableitbar.

§ 249.

Die dem Velum zukommende Rolle ist in den einzelnen Abtheilungen verschieden. Untergeordnet ist sie bei den Lamellibranchiaten, bei denen es zwar eine Zeit lang als Locomotionsorgan fungirt, jedoch keine selbständige Entwickelung gewinnt und frühzeitig sich rückbildet. Das dürfte wohl mit dem rudimentär Werden des Kopfes, und dieses wieder mit dem frühzeitigen Aufgeben der freien Lebensweise dieser Abtheilung in Verbindung stehen (Acephala).

Dagegen erlangen zwei von der Dorsalfläche her lateralwärts sich fortsetzende Duplicaturen als Mantel eine bedeutende Ausbildung, umschliessen den Körper und sondern auf sich die Schalengebilde ab, welche in Form und Umfang den Mantellamellen entsprechen.

Zwischen den Rändern des Mantels gelangt man in den als Athemhöhle fungirenden Raum, in welchen die von der Körperwand entspringenden Kiemen vorragen (Fig. 167. *A. br*). Bei einer kleinen Zahl von Muschelthieren (Asiphonia) ist dieser Eingang in die Mantelhöhle eine ansehnliche Spalte, durch welche Wasser ein- und austritt und damit Nahrungsstoffe zuführt und Auswurfsstoffe entfernt. Bei den Meisten besteht eine Verwachsung der beiderseitigen Mantelränder, wodurch sowohl ein mehr oder minder vollkommener Abschluss des die Kiemen umgebenden Hohlraumes, wie auch eine grössere Regelmässigkeit der ein- und austretenden Wasserströme erreicht wird.

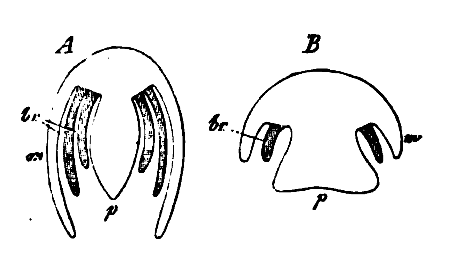


Fig. 167. Schematische Darstellung des Verhaltens von Mantel und Fuss auf senkrechtem Querschnitte. *A* Bei Lamellibranchiaten, *B* bei Cepealophoren. *m* Mantel. *p* Fuss. *br* Kiemen.

Der geringste Grad der Verwachsung lässt eine vordere grössere und hintere kleinere Oeffnung entstehen (Mytiliden). Erstere dient zum Durchtritte des Fusses und gestattet den Eintritt von Nahrungsstoffen, indess letztere, ihrer Lage entsprechend, die Fäcalmassen entführt, sowie das Wasser, welches der Athmung gedient hat. Bei den Chamaceen liegen

hinter der vorderen grossen, den Fuss durchlassenden Spalte noch zwei besondere Oeffnungen, welche sich in die Zu- und Ableitung des Wassers theilen, eine Einrichtung, die in einer grossen Abtheilung der Muschelthiere einen höheren Entwickelungsgrad erreicht (Siphoniata). Der die bezüglichen Oeffnungen umgebende Manteltheil bildet eine röhrenförmige Verlängerung (Sipho) und geht damit, ausser der Verwachsung, noch andere Modificationen ein. Die Athemröhren können zuweilen durch getrennte Mantelparthieen dargestellt werden; oder es besteht eine äusserlich einfache Athemröhre, welche nur innerlich durch eine Scheidewand in zwei Canäle getrennt wird; oder beide Zustände sind combinirt (Fig. 168. *tr. ta*), endlich kommen zwei vollständig getrennte Röhren

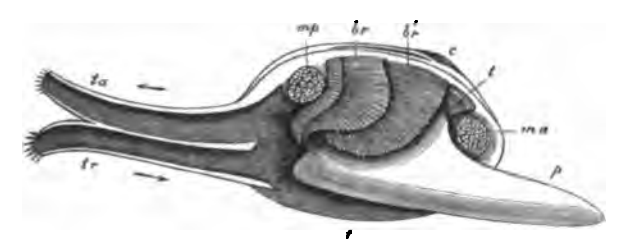


Fig. 168. Seitliche Ansicht der Mantelhöhle eines Mactra nach Entfernung der rechten Mantellamelle. *br, br'* Kiemen. *t* Tentakel. *ta, tr* Siphonen. *ma* Vorderer, *mp* hinterer Schliessmuskel. *p* Fuss. *c* Schalenschloss.

zur Ausbildung eine obere, an ihrer inneren Mündung der Afteröffnung gegenüber gelagerte, zur Entleerung des Wassers dienende, eine untere, welche die Einfuhr von Wasser besorgt. Für die Regelmässigkeit der Zu- und Ableitung dient die Wimperauskleidung.

Durch diese Formen hindurch gelangen wir zu jenen, bei welchen der Verschluss der Athemhöhle am vollständigsten und die Röhrenbildung des Mantels am meisten entwickelt ist. Dies wird von einer Verkleinerung der dem Fusse zum Austritt dienenden Mantelspalte begleitet. Die letztere ist beträchtlich enger geworden und eine ziemlich weite Strecke von den Athemröhren entfernt, so dass der grösste Theil des Mantelrandes verwachsen ist, und der Körper des Thieres demzufolge sackförmig erscheint (Bohrmuskeln). Die Oeffnung zum Durchtritte des Fusses befindet sich am vorderen Ende, die beiden Athemröhren sind am entgegengesetzten Körpertheile angebracht. Sie setzen sich in besondere Abtheilungen der Mantelhöhle fort, indem letztere durch eine Scheidewand in einen oberen kleineren und unteren grösseren Raum getheilt wird. Das dem letzteren durch die einleitende Röhre zugeführte Wasser durchströmt die Kiemen

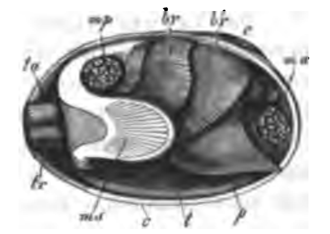


Fig. 169. Dasselbe Thier mit eingezogenen Siphonen und eingezogenem Fuss. *ms* Siphonalmuskeln.

und tritt durch deren Spaltöffnungen in die Kiemenfächer oder den Intrabranchialraum, aus welchem es in die obere Abtheilung der Mantelhöhle gelangt, in welche auch der After sich öffnet.

Der Mantelrand ist häufig der Sitz besonderer Differenzirungen, die vorzüglich in Gestalt von tentakelartigen Fortsätzen auftreten, und zuweilen von ziemlicher Mächtigkeit sind.

Die zweite Sonderung des Lamellibranchiatenkörpers findet an der ventralen Fläche statt, die bereits bei den Placophoren differenzirt ist, sohlenförmig gestaltet und als Kriechorgan dienend. Sie besteht in der Ausbildung eines muskulösen vom übrigen Körper in verschiedenem Maasse gesonderten Fusses (Fig. 167 *A p*), der aus der Mantelspalte, bei einigen in bedeutender Länge, hervorgestreckt werden kann. Er ist dann beilförmig oder keulenähnlich gestaltet, und fungirt als Locomotionsorgan. Die beiden seitlichen Flächen des Fusses laufen gewöhnlich in eine mediane Kante aus, doch besteht bei einigen an letzterer Stelle, an das Verhalten von Chiton erinnernd, eine ebene Fläche als Sohle.

Viele Muschelthiere leben unter Verhältnissen, welche eine Benutzung dieses Organs ausschliessen und demgemäss es sich rückbilden lassen, wie die festsitzenden Austern und Anomien, oder die Kammmuscheln, bei welch' letzteren die Locomotion durch Actionen des Mantels und seiner Schalen ausgeführt wird.

Den Lamellibranchiaten nahe stehend, aber einen Uebergang zu den Gastropoden vermittelnd, verhalten sich die Scaphopoden. Der von einer Schale umschlossene Körper bietet eine Mantelhöhle, aus der ein dreitheiliger Fuss hervor gestreckt werden kann. Ein die Mundöffnung tragender Theil erscheint kopfähnlich, entspricht aber mehr einem Rüssel, da er nicht die Nervencentren beherbergt, und wird gleichfalls in der Mantelhöhle geborgen.

§ 250.

Das Velum erlangt die grösste Entfaltung bei den Gastropoden und beschalten Pteropoden und fehlt nur jenen, deren erste Jugendzustände einer freien Lebensweise entzogen sind (landbewohnende Schnecken). Es gestaltet sich zu einem ansehnlichen, nicht selten in symmetrische Lappen ausgedehnten Organe (Fig. 170 *A B C v*), welches bei Einzelnen sogar noch längere Zeit fortbesteht und dem Körper damit die Fortdauer der schwimmenden Bewegung sichert (Macgillivraya). Die Entfaltung dieses in niederen Zuständen nur durch einen Wimperkranz vorgestellten Organs erscheint in Zusammenhang mit der Schalenentwickelung, in so fern durch diese die Ausdehnung der Bewimperung des Körpers beschränkt wird. So bleibt nur der Kopftheil des Körpers frei, und compensirt durch Ausbildung der Cilien wie des von ihnen besetzten Randes den Mangel anderer locomotorischer Wimperorgane. In dem Maasse als die Schale die Körperlast vermehrt, vergrössert sich dann das Velum und geht manche Complicationen seiner Form ein.

Mit der Ausbildung dieses Velums verbindet sich die Sonderung eines Kopfes, von dessen oberer Fläche das Velum sich entfaltet hat, und der nur unter den Pteropoden bedeutende Rückbildungen eingeht.

Der Mantel erhebt sich wie bei den Lamellibranchiaten als eine die Dorsalfläche umsäumende Falte der Körperwand und lässt auf seiner

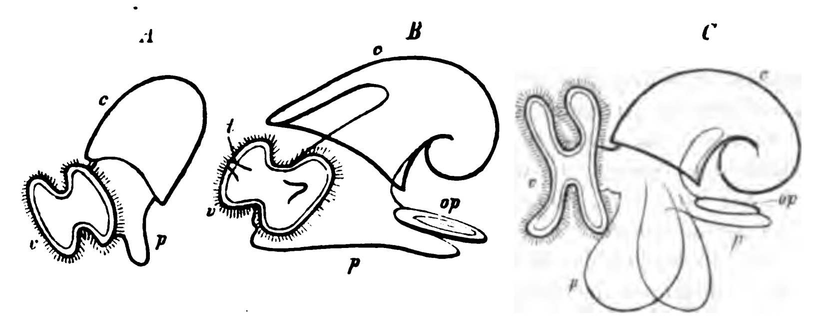


Fig. 170. Larven, *A* von einem Gasteropoden. *B* Späteres Stadium. *C* von einem Pteropoden (Cymbulia). Nach A. Krohn. *v* Velum. *c* Schale. *p* Fuss. *op* Deckel. *t* Tentakel.

Oberfläche die Schale hervorgehen. Indem dieses von der Mantelduplicatur umsäumte Dorsalfeld des Körpers mit der zum Gehäuse sich ausbildenden Schale immer weiter sich ausbuchtet, stellt es allmählich einen Blindsack vor, der nach und nach den grössten Theil der Eingeweide beherbergt (Eingeweidesack), und dieselben somit unter den directen Schutz des Gehäuses gelangen lässt. Mit weiterer Ausbildung hebt sich die Mantelduplicatur freier vom Körper ab, und lässt unter sich einen weiteren, die hervorsprossenden Kiemen bergenden Raum entstehen, homolog der Kiemenhöhle der Muschelthiere (vergl. Fig. 167 *A B*). Diese Entfaltung einer Hautduplicatur zum Mantel, und die damit zusammenhängende Entstehung eines darunter gelegenen, wie eine Einstülpung von aussen erscheinenden Raumes, der Kiemenhöhle, erfährt grösstentheils von der Schalenbildung beherrschte Modificationen. Dadurch, dass der Mantel nicht mehr, wie bei den Lamellibranchiaten, gleichmässig nach beiden Seiten vorwächst, sondern nur an einer Stelle im Zusammenhang mit der Gehäuseentwickelung vorwiegend sich weiterbildet, entsteht an jener Stelle die Kiemenhöhle als ein einheitlicher Raum. Diese Stelle liegt bald unter einem hinteren Abschnitte des Mantels bei Pteropoden (Fig. 170 *C*), bald unter einem vorderen bei den meisten Gasteropoden (*B*). Die durch das Auftreten von Gehäuse-Windungen bedingte Asymmetrie gibt der Kiemenhöhle der Gasteropoden eine meist einseitige Lagerung, welche als eine Anpassung an die durch den bezüglichen Theil der Schale gebotene grössere Räumlichkeit sich darstellt. Die Entstehung der einheitlichen und asymmetrischen Kiemenhöhle aus einer paarigen, symmetrisch sich verhaltenden Räumlichkeit ist in manchen Spuren erkennbar. Dadurch wird angedeutet, dass die Asymmetrie der Schale wahrscheinlich secundär ist.

Von diesem Verhalten leiten sich Reihen von Rückbildungen und Ausbildungen ab. Die letzteren sind grossentheils Differenzirungen des Mantelrandes, die mit der Function der Kiemenhöhle in Connex stehen. Ein Theil des Mantelrandes wächst in eine der Zuleitung von Wasser dienende Rinne aus, und kann durch Uebereinanderschlagen der Ränder in eine Röhre sich umwandeln, wie wir sie als Sipho bei vielen meerbewohnenden Gastropoden in verschiedenen Stadien allmählicher Differenzirung antreffen (Buccinum, Dolium, Harpa, Tritonium, Murex u. a.). Ein auf ähnliche Art gebildeter zweiter Sipho von geringerer Ausdehnung besteht meist am entgegengesetzten Ende der Kiemenhöhle und ist zur Ausfuhr des Wassers bestimmt. Mancherlei andere Fortsatzbildungen (z. B. bei Strombus, Pterocera) sowie tentakelartige Anhänge bedingen neue Complicationen.

Rückbildungen des Mantels ergeben sich wieder im Zusammenhange mit Rückbildungen der Schale. Am meisten greifen sie in der Abtheilung der Opisthobranchiaten Platz, von denen ein Theil mit sehr verschiedengradig rudimentären Schalen ausgestattet ist, ein anderer derselben im ausgebildeten Zustande vollständig entbehrt. Da bei allen diesen schalentragende Larvenstadien vorkommen, der Verlust der Schale also sogar erst während der Ontogenese erworben wird, so müssen auch die später nackten Opisthobranchiaten von schalentragenden Formen abzuleiten sein. Die Larvenschale und die damit, wenn auch gering ausgebildete Mantelfalte geben somit als rudimentäre Organe der nackten Opisthobranchiaten Zeugniss von der mit den anderen Gastropoden gemeinsamen Abstammung. Wo solche Schalenrudimente auch dem ausgebildeten Thiere noch zukommen, werden sie in ähnlicher Weise zu beurtheilen sein, als rückgebildete, und nicht als erst in der Ausbildung begriffene Gehäuse, denn wieder die Vergleichung mit den Larvenformen lässt da das Gehäuse in viel höherer Bedeutung erkennen als es im Rudimente des ausgebildeten Zustandes jener Organismen erscheint, und ebenso trifft sich höchst bedeutungsvoll in der Lage des Afters wie der Genitalöffnung ein nur aus der mächtigeren Gehäusebildung erklärbares Verhältniss.

Die Reihe der Rückbildungen zeigt sich auch innerhalb kleinerer Abtheilungen, so bei den Heteropoden, unter denen Atlanta mit ausgebildeter Schale und entwickeltem Mantel erscheint, die beide bei Carinaria rudimentär, und bei Pterotrachea völlig geschwunden sind. Eine ähnliche Reihe von Rückbildungsstadien findet sich bei den Nephropneusten repräsentirt.

§ 251.

Bedeutend umgestaltend auf die Körperform wirkt die divergente Ausbildung des Fusses ein. Derselbe erscheint bei den Larven der Pteropoden und der Gasteropoden unterhalb des Mundes ziemlich übereinstimmend als ein kurzer, konischer, meist etwas verbreiterter Fortsatz (Fig. 170. *A. p*). Auf der hintern dorsalen Fläche trägt dieser Körper-

theil einen die Mündung des Gehäuses verschliessenden Deckel als schalenartiges Abscheideproduct. Unter Volumszunahme, besonders in aboraler Richtung, gestaltet sich der Fuss bei Gasteropoden zu einem meist mit breiter Sohlfläche ausgestatteten Gebilde, von welchem die Bezeichnung entnommen ward (Fig. 171. *B*). Bald ist er mehr in die Länge gestreckt, bald mehr scheibenförmig gestaltet. Bei den meisten Gasteropoden kommt dem Fusse nur an seinem Sohlenrande eine scharfe Umgrenzung zu. Die darüber befindliche Körperoberfläche zieht sich bei manchen der niedern Prosobranchiaten (Haliotis) in einen saumartigen Rand aus (Epipodium), der schon dadurch, dass er auch den Kopf mit umfasst, vom Mantel verschieden sich darstellt. Selbständiger sondert sich der Fuss der Heteropoden, der als senkrecht stehende Flosse von der Bauchseite des Thieres entspringt. Der Körper setzt sich damit sowohl vor- als rückwärts vom Fusse noch fort. Dieser hat somit vom ursprünglichen Verhalten sich weit entfernt, und ist keine Sohlfläche des Körpers mehr, dessen Ende jedoch bei Atlanta noch einen Deckel trägt. Der Bau der muskulösen Sohle des Gastropodenfusses erhält sich rudimentär in einem saugnapfartigen Gebilde, welches bei den Pterotracheen nur dem männlichen Geschlechte zukommt. Es erinnert daran, dass auch in vollkommener Ausbildung der Gastropodenfuss als Saugnapf fungirt, indem das Thier damit sich festzuhalten im Stande ist.

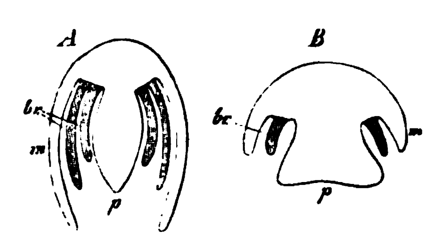


Fig. 171. Schematische Darstellung des Verhaltens von Mantel und Fuss auf senkrechtem Querdurchschnitt. *A* bei Lamellibranchiaten, *B* bei Cephalophoren. *m* Mantel. *p* Fuss. *br* Kiemen.

Noch bedeutender sind die Modificationen des Fusses der Pteropoden. Der in den ersten Larvenstadien in derselben Weise wie bei Gasteropoden angelegte Fuss entwickelt bei den Cymbulieen und Hyaleen einen medianen und zwei laterale Theile (vergl. Fig. 170. *Cpp*). Während der mediane Abschnitt bei den Hyaleen sich wenig ausbildet, entwickeln sich die lateralen Lappen zu zwei grossen, den rudimentären Kopf wie Flügel umfassenden Flossen, und bei den Cymbulieen geht auch der mediane Lappen eine Weiterbildung ein. Er verschmilzt bald nur an der Basis (Cymbulia), bald in der ganzen Länge (Tiedemannia) mit den beiden seitlichen, und daraus gehen die ansehnlichen Flossen dieser Thiere hervor.

§ 252.

Bei den Cephalopoden ergibt sich die bedeutendere Ausbildung des Kopfes als eine wichtige Eigenthümlichkeit der Körperform, und dabei erscheinen die Verhältnisse des Mantels in einer bei den beschalten Ptero-

poden getroffenen Form, so dass sie von daher ableitbar sind. Die von einer Mantelduplicatur überwölbte Cavität nimmt den hinteren Theil des Rückens ein, bildet also jene Körperpartie, die gewöhnlich als Bauchfläche bezeichnet wird. Um diese Verhältnisse sich zu veranschaulichen, muss man das Thier in einer Stellung sich denken, wo das aborale Ende aufwärts, der Kopf dagegen nach vorn und abwärts gerichtet ist. (Vergleiche nebenstehende Figur 172.) Der gesammte über dem Kopfe befindliche Körper wird dann dem Rücken der Gastropoden entsprechen. Der Mantel setzt sich vom Kopfe bald durch eine ringsum laufende Falte ab (Sepia), bald geht diese Mantelfalte an der Seite des Nackens glatt ins Integument des Kopfes über (Octopus), so dass der Mantel nur über der Kiemenhöhle eine Duplicatur bildet. Seitliche Fortsätze dieses Mantels, bei den Sepien meist schmal, aber in der ganzen Länge vorhanden, bei den Loliginen breiter, jedoch nur aufs aborale Körperende beschränkt, fungiren als Bewegungsorgane (Flossen).

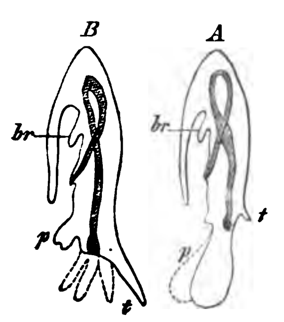


Fig. 172. Schematische Darstellung für das Verhalten des Mantels. *A* bei Pteropoden und *B* bei Cephalopoden. *p* Fuss. *br* Kiemen. *t* Tentakel.

Sowohl die Bildung der Mantelhöhle als auch die Lage des Afters lässt schliessen, dass diese Gestaltung aus dem ursprünglichen Besitz einer den ganzen Mantel bedeckenden Schale hervorging, wie denn auch die gehäusetragenden Cephalopoden allgemein als die älteren Formen sich darstellen, und in der ausserordentlichen Divergenz der Gehäuseformen eine sehr weit zurückliegende Entstehung dieses Gebildes annehmen lassen.

Dem Fusse der Gasteropoden entspricht ein an der gleichen Stelle wie bei den gymnosomen Pteropoden lagerndes Organ, der Trichter. Bei Nautilus wird es aus zwei von der Ventralfläche unter dem Kopfe entspringenden Lamellen gebildet, die über einander gerollt, eine aus der M ntelhöhle vorragende Röhre vorstellen (Fig. 175 *i*). Bei den Dibranchiaten erscheint dieses Organ nur in der Anlage aus zwei seitlichen Abschnitten zusammengesetzt, die in dem Raume zwischen Mantel und Armanlagen auftreten. Durch Gegeneinanderwachsen und allmähliche Verschmelzung entsteht daraus eine ähnliche aber abgeschlossene Röhre wie bei Nautilus. Indem der gleichfalls muskulöse Mantel sich dann an den Umfang des Trichters legt, und durch kräftige Contractionen das zwischen Trichter und Mantelrand in die Mantelhöhle tretende Wasser austreibt, wird durch den ausgestossenen Strom ein das Thier in aboraler Richtung fortbewegender Rückstoss hervorgebracht. So bleibt auch hier das Organ in seinen ursprünglichen Beziehungen zur Ortsbewegung.

Gliedmassen.

§ 253.

Die Entfaltung eines Kopftheiles steht auch bei den Mollusken mit der Sonderung von Fortsatzbildungen in engem Zusammenhange, die ich als Gliedmassen aufführe, weil sie mit Antennen und Fühlern der Arthropoden und Würmer homolog sind, und bei höherer Differenzirung auch die Leistungen von Gliedmassen zu übernehmen im Stande sind. Diese als Tentakel bezeichneten Gebilde fehlen den Placophoren, auch den Scaphopoden, denn die um den Mund der letzteren geordneten Fortsätze erscheinen als eigenartige Gebilde, die nicht hieher beziehbar sind.

Bei den Lamellibranchiaten sind lappenförmige Anhänge (Fig. 168 *t*) (sogenannte Mundlappen) am völlig rudimentären Kopfe angebracht, vielleicht den bedeutender entfalteten Tentakeln homolog, welche bei den Gasteropoden den Kopftheil auszeichnen. Wie bei vielen Plattwürmern stellen sie im einfachsten Zustande wenig vorragende Körperfortsätze vor, die aber bedeutende Differenzirungen eingehen. Bei den Prosobranchiaten sind sie meist auf zwei beschränkt, und nehmen ihre Entstehung auf der vom Velum umsäumten Fläche (vergl. Fig. 170 *B t*). Bei vielen liegt das Auge an der Fühlerbasis, die zu einem besonderen Fortsatze sich ausbilden kann. Daran schliessen sich Andere, deren Sehorgan auf einen von den Tentakeln sich sondernden Augenstiel tritt, der mit dem Erlangen grösserer Selbständigkeit bei Helix, Limax u. a. vier Tentakel erscheinen lässt. Diese werden beim Zurückziehen eingestülpt, und bieten damit eine höhere Ausbildung. Ein besonders hoch entwickeltes Fühlerpaar zeichnet viele Opisthobranchiaten aus (Fig. 177 *tt*), aber dazu treten noch neue tentakelartige Kopfanhänge, welche nur für die einzelnen Unterabtheilungen in Zahl und Anordnung charakteristisch sind.

Unter den Pteropoden sind bei den Thecosomen Rückbildungen vor sich gegangen, denn die Tentakel fehlen gänzlich oder sind rudimentär (Chreseis). Die Ausbildung der hier zu Flossen umgebildeten Theile des Fusses macht die Entfaltung von Kopftentakeln bedeutungslos, und erklärt damit deren Fehlen, sowie andererseits die grössere Entfernung der Flossen vom Kopfe bei den Gymnosomen eine Ausbildung von Tentakeln gestattet. Sie erscheinen hier in mehrfachen Formen, und ausser den oberen Tentakeln finden sich noch ein oder mehrere Paare von Fortsätzen (Cephaloconi), die zu den bei den Cephalopoden entfalteten Tentakelbildungen hinführen. Bei Pneumodermon sind zwei dieser Gebilde sogar mit Saugnäpfen besetzt.

§ 254.

Für die Cephalopoden sind zahlreiche, jederseits in reihenweisen Gruppen auf lappenartigen Fortsätzen sich erhebende Tentakel am Kopfe der Tetrabranchiaten bemerkenswerth. In geringer Zahl, aber mächtiger

ausgebildet, erscheinen diese Gebilde als Arme der Dibranchiaten. Zehn Arme zeichnen die Loliginen, Sepien, Spirulen aus. Zwei längere, auch sonst von den andern verschieden gebaute Arme stehen dabei ausserhalb des von den andern acht gebildeten, den Mund umstellenden Kreises, und treten aus dem Grunde seitlich am Kopfe sich herabsenkender Taschen hervor, müssen daher von den inneren unterschieden werden, die also bei allen Dibranchiaten zu acht bestehen. Die Arme der Octopoden sind wie die gleichartigen der Decapoden an der Basis durch eine saumartige Membran verbunden, mit Ausnahme des der Trichterseite nächsten Paares. Diese Verbindung erstreckt sich bei einigen Octopoden weiter, bald nur auf eine Anzahl von Armen (vier bei Tremoctopus), bald auf alle (Histioteuthis, vollständiger bei Cirroteuthis), um sich in ganzer Länge derselben fortzusetzen.

Besondere Bildungen an den Cephalopoden-Armen erscheinen als Saugnäpfe, welche meist in zwei Reihen (eine Reihe bei Eledone) die orale Fläche besetzen, nicht selten von Stielen getragen. Ihr freier Rand besitzt häufig eine cuticulare Verdickung in Form eines zuweilen gezähnelten Chitinringes. Unter mächtiger Ausbildung eines einzelnen Zahnes tritt der Saugnapf selbst zurück, und seine Stelle wird durch einen Haken vertreten (Onychoteuthis).

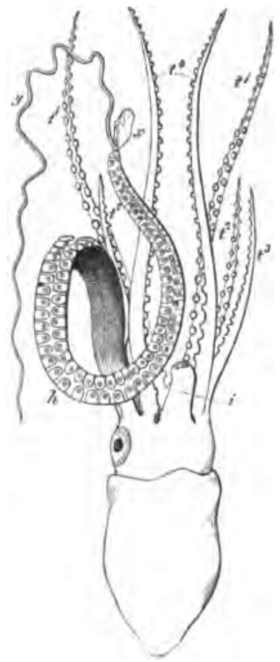


Fig. 173. Männchen von Tremoctopus Carenae. t^1 Oberes, t^2 zweites Armpaar. t^3 Dritter linker Arm. t^4 Unteres Armpaar. h Hectocotylus. x Endblase desselben. y Fadenförmiger Anhang aus der Endblase gelöst. i Trichter.

Einzelne dieser Arme erleiden bei vielen Cephalopoden besondere Umbildungen, indem sie bei dem Begattungsgeschäfte in Function stehen, die schon bei Nautilus durch die Tentakel besorgt wird. Der zum Begattungswerkzeuge umgebildete Arm ist unbeständig; in der Regel ist es einer von den der sogenannten Bauchseite des Thieres angehörigen. Die Art der Umwandlung tritt in den einzelnen Abtheilungen in sehr verschiedenen Graden auf, bald erscheint sie blos in der Veränderung einer Stelle an der Basis des Arms (Sepia), bald beruht sie in einer Veränderung der Saugnapfform auf grösserer oder geringerer Länge, bald ist die Spitze des betreffenden Armes mit einer löffelartig ausgehöhlten Bildung versehen (Octopus, Eledone).

Der höchste Grad dieser aus einer Anpassung hervorgegangenen Umformung äussert sich sowohl durch eine ansehnliche Vergrösserung des bezüglichen Armes, als auch durch eine differente innere Organisation (Argonauta und Tremoctopus). Der »Begattungsarm« entwickelt sich nicht wie die andern frei hervorsprossend,

sondern er entsteht in einer Blase, aus der er sich erst nach erlangter Ausbildung löst. Eine ähnliche Umhüllung besitzt das vielfach gewundene geisselförmige Ende des Arms (Fig. 173. *y*), welches erst bei der Begattung frei wird. Dieser Anhang sammt der umhüllenden Membran (*x*) entspricht dem modificirten Armende von Eledone und Octopus. Die höher differenzirten Begattungsarme vermögen nach ihrer Ablösung in der Mantelhöhle des Weibchens noch längere Zeit fortzuleben, so dass man solche abgelöste Arme früher für parasitische Organismen (Hectocotylus) hielt.

STEENSTRUP, J. J., Hectocotyldannelsen. Kongl. Dansk. Vid. Selsk. Skrifter. V. R. 4. Bd.

Integument.

§ 255.

Die Körperbedeckungen der Weichthiere werden von einer weichen Hautschichte dargestellt, die in der Regel so innig mit der darunter liegenden Muskulatur verwebt ist, dass, wie bei den Würmern, eine Art von Hautmuskelschlauch entsteht. Durch vorwiegende Ausbildung der Muskulatur an gewissen Stellen des Körpers, somit durch Differenzirung einzelner Theile des Hautmuskelschlauches, entstehen die Organe der Ortsbewegung.

In den meisten Abtheilungen der Mollusken besteht während der ersten Larvenzustände eine Wimperbekleidung, welche auch später noch den Körper oder Theile desselben überzieht. Die bedeutendste Ausbildung empfangen die Cilien an dem das Velum (s. § 248) umsäumenden Wimperkranze. Am meisten verbreitet kommen sie sonst an den Athmungs-Organen vor. Auch bei den Cephalopoden besteht während der Entwickelung eine Wimperbedeckung der Oberfläche an fast allen Stellen der Keimscheibe (mit Ausnahme der Kiemen) und später erscheint auch am Dottersack Wimperepithel.

Das Integument ist deutlich in Epidermis und Cutis trennbar. Eine eigenthümliche Modification der letzteren besteht bei manchen Heteropoden (Carinaria, Pterotrachea), bei denen eine mächtige glashelle Bindegewebeschichte dem Körper nur einen geringen Grad des Gestaltwechsels erlaubt. Bei den übrigen Mollusken wird einer Formveränderung des Körpers vorzüglich durch die vom Integumente ausgehende Gehäusebildung eine Schranke gesetzt.

Färbungen des Körpers finden sich durch Pigment-Einlagerungen ins Integument bedingt. Von diesen Gebilden sind die eigenthümlichsten die bei manchen Pteropoden, wie bei allen Cephalopoden vorhandenen »Chromatophoren«. Dies sind in verschiedenen Tiefen der Haut liegende rundliche Zellen, mit körnigem Pigmente erfüllt und in ihrer Peripherie mit radiären Muskelfasern ausgestattet, deren Contraction eine flächenhafte Ausdehnung der Zelle und dadurch eine Vertheilung des Pigmentinhaltes

hervorruft, so dass sie als grössere, sternförmige, häufig verästelte Flecke dem Auge leicht wahrnehmbar werden. In einer zuweilen gesonderten Schichte finden sich plattenförmige Elemente, welche den Silberglanz mancher Körperstellen bedingen (Flitterschichte). Das wechselnde Spiel dieser mehrfachen Schichten ruft jene Farbenpracht hervor, die man an der Haut lebender Tintenfische bewundert.

Andere Einlagerungen in das Integument sind solche aus kohlensaurem Kalk, bei Gasteropoden verbreitet; bald als einfache Körnchen oder grössere rundliche Concretionen, bald als stäbchenförmige, gezackte oder auch verästelte Formen, die oft in beträchtlicher Masse vorhanden, ein wahres Kalknetz darstellen können, bei Doris, Polycera u. a., deren einzelne Arten durch eine besondere Anordnung oder Gruppirung, sowie auch durch eigenthümliche Formation der einzelnen Kalkstäbchen ausgezeichnet sind.

§ 256.

Als Differenzirungen der Epidermis erscheinen Drüsen, die sich zum Theile an die bei Würmern vorhandenen Gebilde anreihen (einzellige Drüsen). In der einfachsten Form finden sich diese Organe als Modificationen von Epidermiszellen, zwischen anderen Zellen gelagert, aber durch den feinkörnigen Inhalt, sowie durch eine Mündung ausgezeichnet (Becherzellen). Sie kommen sowohl den Muschelthieren wie den Gasteropoden zu. Bei Cephalopoden finden sie sich mehr gruppenweise angeordnet, und dehnen sich mit ihrem blinden Ende unter das Niveau der Epidermis. In weiterer Entfernung sind sie bei Gasteropoden — besonders bei Landpulmonaten — zu treffen, wo sie tiefer ins Integument eingesenkt sind. An einzelnen Körperstellen gehen diese Drüsen verschiedenartige Modificationen ein. Hierher gehören z. B. die am Mantelrande beschalter Gasteropoden vorhandenen, eine kalkhaltige Flüssigkeit absondernden Drüsen, mit denen auch farbstoffliefernde vorkommen.

Bei Aplysia entleeren die Hautdrüsen eine dunkelrothe Flüssigkeit. Bei Murex und Purpura besteht in der Mantelhöhle zwischen Kieme und Enddarm eine als Drüse fungirende Epithelschichte, die aus grossen, auf der Oberfläche wimpernden Zellen gebildet wird. Das Secret dieser Zellen liefert den als »Purpur« bekannten Stoff.

Eine Eigenthümlichkeit einiger Opisthobranchiaten (Aeolidier) bildet das Vorkommen von Nesselzellen in den Enden der Rückenpapillen.

Zu den selbständiger entwickelten Drüsenorganen des Integumentes gehört die Byssusdrüse der Lamellibranchiaten, ein Organ, dessen Auftreten von Modificationen des Fusses begleitet ist. Derselbe erscheint nämlich zu einem zungenförmigen, an seiner ventralen Fläche mit einer Rinne ausgestatteten Fortsatze verkümmert. Die Rinne verläuft gegen eine an der Basis des Fusses befindliche Vertiefung, in deren Grund eine Drüse die als »Byssus« bekannte Substanz absondert. Ein solches Organ

findet sich bei Pecten, Lima, Arca, Tridacna, Malleus, Avicula, Mytilus verbreitet, wird jedoch als ein allgemein vorkommendes Organ gelten dürfen, da es auch bei den Embryonen der Najaden, sowie bei Cyclas vorübergehend vorkommt. Bei den Gastropoden besitzen einzelne Abtheilungen (Helicinen, Limacinen) eine gleichfalls im Fuss gelegene Drüse, die sich vorne unter dem Munde öffnet. Ausser diesen kommen noch manche andere aus dem Integumente hervorgegangene Drüsenorgane vor.

Schalenbildungen.

§ 257.

Eine besondere Wichtigkeit erlangt die Hautbedeckung durch die Abscheidung fester, in Schichten sich lagernder Substanzen, aus welchen die mannichfaltigen für den Molluskenstamm charakteristischen Gehäuse und Schalen hervorgehen. Somit sind die in dieser Abtheilung getroffenen Hartgebilde durch die Art ihrer Entstehung von jenen anderer Thierclassen wesentlich unterschieden. Es sind vom Körper ausgeschiedene, nach aussen hin abgelagerte Producte, die als Stütz- und Schutzorgane für die betreffenden thierischen Organismen von grosser Bedeutung sind. Wie in anderen vom Integumente gelieferten Differenzirungen äussert sich auch hier eine secretbildende Thätigkeit der äusseren Hautschichte. Wenn auch die äusseren Schichten dieser Gebilde häufig, besonders bei massiven Schalen, dem Organismus entfremdet scheinen, so stellen die Schalen doch immer Theile desselben vor, und an manchen Stellen, z. B. da, wo Muskeln den Schalen inserirt sind, besteht beständig ein unmittelbarer und inniger Zusammenhang.

Bei den Placophoren erinnert das Vorkommen verkalkender Stacheln an Verhältnisse, wie sie im Integumente der Solenogastres bestehen (S. 149). Die Stacheln entstehen in Follikeln, und treten erst mit ihrer Vergrösserung an die Oberfläche, als schlankere dicht stehende feinere Fortsätze, oder derbere Gebilde über den Mantel vertheilt. Dazu kommen ansehnliche, verkalkte Platten (8), die der Quere nach ausgedehnt eine Folge von Skelettheilen herstellen, in denen eine Metamerie ausgedrückt erscheint. Da sie bei Cryptochiton vom Mantel umschlossen sind, besteht Grund, ihre Genese gleichfalls im Mantel-Innern, in Uebereinstimmung mit den Stacheln anzunehmen. Die Platten würden dann mächtige Entfaltungen derselben Gebilde vorstellen, die in geringerer Flächenentwickelung und nur in die Höhe wuchernd, als Stacheln erscheinen. Diese Beziehung des Mantels zur Bildung fester, bei voluminöserer Entfaltung Schalen vorstellender Organe wird für die übrigen Mollusken zu einer typischen, und überall äussert sich zwischen beiden Organen ein inniger Connex. An der Stelle der Rückenplatten der Chitonen tritt aber eine continuirliche Bildung als einheitliche Schale, auf. So

wie wir den Mantel als homologes Organ durch die Reihe der Mollusken verfolgten, ist auch die Schale als ein durch Vererbung verbreitetes, durch zahlreiche Anpassungen vielfach modificirtes Organ anzusehen.

Die Substitution eines mehrtheiligen Gebildes durch ein einheitliches wird hier nicht durch eine Neubildung, sondern durch Ausbildung eines Theiles geschehen, denn es ist undenkbar, dass die Schale sofort als ein functionell bedeutungsvolles Organ, einen grossen Theil des Körpers umschliessend, auftrat. Wenn sie aber zuerst als unansehnliches Gebilde erschien, so kann ihr nicht das Voll-Maass jener Function zugekommen sein, mittels deren sie als nützliche Einrichtung sich durch Vererbung forterhielt. Es ist also zu postuliren, dass das später die Schale darstellende Gebilde seine Verrichtung ursprünglich mit anderen gleichartigen theilte und über jene anderen allmählich die Oberhand gewann. Nur so ist die allmähliche Ausbildung einer Schale verständlich, und dadurch wird zugleich die mehrtheilige Schalenbildung der Placophoren mit der einheitlichen der Conchiferen verknüpft.

§ 258.

Die erste Anlage der Schale erfolgt am aboralen Pole des embryonalen Körpers, an einer durch eine Wucherung des Ectoderms ausgezeichneten Stelle. In einer hier entstehenden drüsenähnlichen Einstülpung (Fig. 174. *s*) wird eine zähe Substanz abgeschieden, welche unter allmählicher Ausgleichung der Einstülpung an die Oberfläche gelangt und im Contact mit dem Wasser erhärtet (*s'*). Mit dem Verschwinden der Einsenkung besteht deren Rand als wulstige Erhebung fort und bildet die Anlage des Mantels, der also mit der Bildung der Schale im engsten Connex steht. Diese, in grösseren Abtheilungen der Conchiferen nachgewiesene Einrichtung deutet auf das Gemeinsame dieser Gruppe, liefert aber auch den Schlüssel zum Verständniss sehr differenter Schalenbildungen. Mit dem angeführten Verschwinden der Invagination wird die Schale zu einer äusseren, wobei der Mantelrand entweder unter ihr bleibt, oder sie mehr oder minder überlagert. Der letztere Fall verknüpft mit den äusseren Schalenbildungen die inneren, welche dann entstehen, wenn die Einstülpung nicht verschwindet, sondern in der angebahnten Richtung weiter sich ausbildet. Im Innern dieses Organs wird dann die Schale von der Wandung her abgeschieden, und empfängt wie die äussere für die einzelnen grösseren und kleineren Abtheilungen viele Eigenthümlichkeiten.

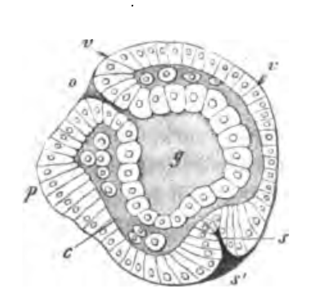


Fig. 174. Embryo eines Heteropoden im Durchschnittsbilde. *o* Mund. *v* Velum. *g* Darmhöhle. *p* Fuss. *s* Schalenanlage. (Nach H. Fol.)

Im einfachsten Falle bietet die Schale nur gleichartig geschichtete Lamellen dar, bei manchen im niedersten Zustande von Porencanälen durchbrochen. Der einfache Zustand complicirt sich durch Hinzutritt von Schichten schräg oder senkrecht gerichteter Prismen.

Das Flächenwachsthum der Schale geht am freien Rande vor sich und erfolgt hier durch schichtenweise Ablagerungen von Seite des Mantels, die sich auf der Oberfläche als concentrische Ringe zu erkennen geben. Die Verdickung der Schale wird an ihrer ganzen Innenfläche von der Aussenfläche des Mantels besorgt. Durch diesen verschiedenen Modus der Bildung entstehen verschiedene Structurverhältnisse der fertigen Schale, deren innerer Theil bei Vielen aus zahlreichen, über einander liegenden und gefalteten Schichten besteht, aus denen der Perlmutterglanz sich ableitet. Auf die Perlmutterschichte folgt die äussere complicirter zusammengesetzte, die ihre Entstehung dem Mantelrande verdankt. Auf Rechnung des letzteren kommt auch der hornartige Ueberzug (Periostracum), den viele Schalen besitzen.

Die Schale der Lamellibranchiaten entfaltet sich mit dem Mantel nach beiden Seiten des Körpers, empfängt aber in der Medianlinie keine Verkalkung, so dass zwei, median durch den unverkalkten Theil der Schale, continuirlich verbundene Schalenklappen entstehen. Wo diese Klappen aneinandergrenzen, entsteht das »Schloss«; die beide Schalen hier verbindende, unverkalkte, chitinartige Substanz bildet das Schlossband. Die Schichten des Schlossbandes gehen in jene der Schalen über, und beide Klappen erscheinen nur als Theile eines einheitlich angelegten, und auch später noch einheitlichen Gebildes, das den Schalen der übrigen Mollusken homolog ist. In der Nähe des Schlossbandes gelagerte, wechselseitig in einander greifende Vorsprungsbildungen (Schlosszähne) der Schalenklappen dienen zum festeren Schlusse der Schale.

Die Gasteropoden-Gehäuse sind von den Schalen der Lamellibranchiaten vor Allem durch die continuirliche Verkalkung der Schalenanlage verschieden. Das Gehäuse tritt nicht selten als inneres auf.

Dieses Verhalten bieten die meist mit rudimentärer Schale versehenen Tectibranchiaten und ein Theil der Pulmonaten. Bei diesen (Helicinen) wird das Gehäuse sehr frühzeitig zum äusseren, während es bei Anderen rudimentär im Mantel liegen bleibt (Limacinen) zuweilen nur auf einige Kalkconcremente beschränkt.

Die einzelnen Stadien der Rückbildung des Gehäuses sind auch in anderen Abtheilungen vertreten, so z. B. bei den Heteropoden, wo von einem den ganzen Körper bergenden Gehäuse bei Atlanta, durch die rudimentäre Schale von Carinaria eine Vermittelung zu dem Mangel derselben bei den Pterotracheen gegeben wird. Bei diesen ist aber während des Larvenzustandes ein vergängliches Gehäuse vorhanden, welches, wie bei den später gleichfalls schalenlosen Opisthobranchiaten, den ganzen Larvenkörper aufnimmt. Durch seine Verbreitung erscheint es als ein

den Gastropoden gemeinsames Erbtheil, dessen sich einzelne Abtheilungen sehr frühzeitig entäussern.

Die thecosomen Pteropoden schliessen sich bezüglich der Gehäusebildung an die Gastropoden an.

Nicht immer wird das ganze Gehäuse vom Thiere eingenommen. Bei manchen Gastropoden zieht sich das Thier mit fortschreitendem Wachsthum aus dem Ende des Gehäuses zurück und schliesst dieses sich mit einer Schalenschichte ab. Aehnliches zeigen auch einzelne Pteropoden (Chreseïs), und darin kann der Anfang einer Erscheinung erkannt werden, die bei den Cephalopoden eine hohe Stufe erreicht.

Die Schalensubstanz, Absonderungsproduct des Mantels, bietet zahlreiche Verschiedenheiten dar, von weichen, bis zu festen, soliden Bildungen, als welche die Gehäuse der meisten Prosobranchiaten erscheinen. Erstere Schalenformen bestehen nur aus organischer Substanz. Durch Imprägnation mit Kalksalzen werden sie fester, von hornartiger Beschaffenheit, und beim Vorwiegen der anorganischen Substanzen gehen derbe Schalengebilde hervor.

Der einfache Zustand der napfförmigen, embryonalen Schale bleibt bei einigen bestehen und wird durch gleichmässiges Wachsthum in bald mehr, bald minder flache oder konische Formen übergeführt (z. B. Patella); bei der Mehrzahl dagegen entsteht durch ungleichseitiges Auswachsen eine Spiralform, die selbst wieder zahllosen Modificationen unterworfen ist. Da die embryonalen Gehäuse auch bei den später derselben Entbehrenden, zur Bergung des ganzen Körpers dienen, so wird hierin die Grundform zu suchen sein, von der die übrigen Schalenformen sich abzweigten. Nach der einen Seite gehen also daraus weiter entwickelte Gehäuse hervor, sowie andererseits die rudimentären Schalenformen sich hierzu als Rückbildungen verhalten.

§ 259.

Die Schalenbildungen der Cephalopoden lassen gleichfalls ihre einfacheren Formen nicht als Anfänge der Entwickelung, sondern als rudimentäre Bildungen erkennen, die von den complicirteren und vollständigeren abzuleiten sind, wie denn auch die geologische Reihenfolge eine allmähliche Rückbildung der Schale erkennen lässt. Sowohl hinsichtlich der Texturverhältnisse als auch in den Beziehungen zum Körper, d. i. zu dem als »Mantel« erscheinenden Abschnitt des dorsalen Integumentes ergeben sich Wiederholungen der bereits angeführten Einrichtungen. Wir treffen entweder gerade gestreckte (diese nur untergegangenen Familien angehörig), oder gewundene Gehäuse, die vom Mantel gebildet, das Thier bald vollständig umhüllen, bald in rudimentärem Zustande im Innern des Mantels verborgen sind und dann unter Aufgeben ihrer Bedeutung als Gehäuse nur noch als innere Stützorgane erscheinen.

Die vollkommener ausgebildeten Gehäuse der Cephalopoden, wie sie uns bei den fossilen Ammoniten, Orthoceratiten, und gegenwärtig durch Nautilus repräsentirt entgegentreten, zeigen einen von jenem der Gastropoden- und Pteropodengehäuse etwas verschiedenen Bau. Sie sind in einzelne hinter einander gelegene Kammern getheilt, von denen nur die vorderste vom Thiere bewohnt wird, obgleich auch die hinteren durch eine röhrenförmige, die Scheidewände durchsetzende Verlängerung (Sipho) des Thieres mit letzterem in inniger Verbindung stehen. Das Thier (vergl. Fig. 175) bewohnt also nur die letztgebildete, jüngste Kammer. Die ein-

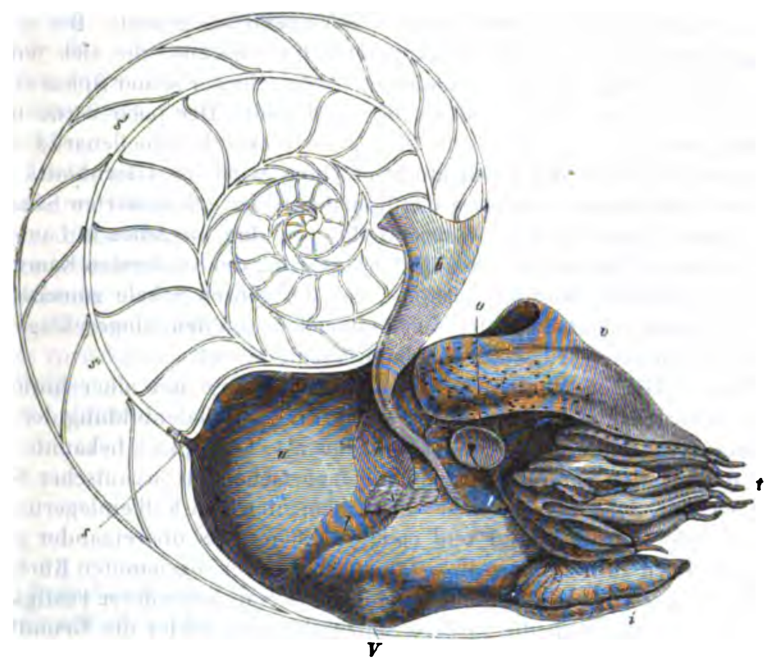


Fig. 175. **Nautilus** mit dem Mediandurchschnitt der Schale. *i* Trichter. *t* Tentakel. *v* Kopflappen. *o* Auge. *b* Dorsaler Mantellappen. *ll* Verbindungsstelle des Mantels mit der Schale. *s* Ein Stückchen der Schale, welches mit dem rechten Mantelmuskel im Zusammenhang geblieben ist. *a* Mantel *s* Sipho. *s'* Siphocanal der Schale. (Nach OWEN.)

zelnen Kammern entsprechen ebenso vielen Wachsthumsstufen des Thieres, welches mit jedem neugebildeten Abschnitt der Schale vorrückt und durch Bildung einer Scheidewand eine neue Kammer entstehen lässt. Das bei Gastropoden und Pteropoden nur angedeutete und vereinzelt vorkommende Verhalten ist hier zu typischer Ausbildung gelangt. So verhalten sich die geraden Gehäuse der fossilen Orthoceratiten, die in einer Ebene spiralig gewundenen der Ammoniten und jene der Nautiliden. Bei den letzteren (Fig. 175) schlägt sich ein Mantellappen (*b*) von der Rückseite des Thieres über einen Theil der Schale hinweg und scheint zur Verdickung derselben beizutragen. Fast ganz in den Mantel eingeschlossen

treffen wir das, ähnlich wie bei Nautilus construirte, in seinen Windungen jedoch nicht zusammenschliessende Gehäuse von Spirula und den Uebergang von den vollständig nur vom Mantel umhüllten Schalen zu jenen, die im Mantel verborgen sind, bilden die Gehäuse der fossilen Belemniten. Dieser Vermittelung wegen sind die Reste dieser wahrscheinlich zum grossen Theile inneren Schalenformationen von grosser morphologischer Wichtigkeit. Die Kammerbildung ist hier auf einen kleinen kegelförmigen Theil, den sogenannten Phragmoconus, beschränkt. Die einzelnen, wie horizontale Kegelschnitte über einander geschichteten Kammern, welche Abtheilungen des Phragmoconus bilden, waren auch hier durch einen Sipho untereinander in Verbindung gesetzt. Der ganze Phragmoconus wird von Verdickungsschichten umhüllt, die sich jedoch nicht gleichmässig über ihn ausdehnen, sondern hinter seiner Spitze einen mächtigen, soliden Fortsatz (Rostrum) darstellen. Der nach vorne über die Basis des Phragmoconus sich hinaus erstreckende lamellenartig ausgebreitete Abschnitt der Verdickungsschichten wird als »Hornblatt« bezeichnet. Der Phragmoconus ist das Homologon der gekammerten Schalen der anderen Cephalopoden, während die von ihm ausgehende Lamelle, das sogenannte Hornblatt, wie eine Verlängerung der vordersten Kammerwand sich darstellt und das massive, von der ganzen Schale zumeist am vollständigsten erhaltene Rostrum von einfachen, von dem umgeschlagenen Mantel gebildeten Verdickungsschichten abzuleiten ist.

Eine völlig im Mantel verborgene, nicht selten mit einer hinteren Spitze hervorragende und dadurch schon an die Schalenbildung der Belemniten erinnernde flache Schale stellt das als »Os Sepiae« bekannte Gebilde der Sepiden vor. Es besteht aus mehrfachen an organischer Substanz reichen Schichten, welche durch Schichten von Kalkeinlagerungen von einander getrennt sind und erscheint somit aus übereinander gelagerten Blättern zusammengesetzt. Die äusserste, der sogenannten Rückenoberfläche des Thieres zugewandte Lamelle ist von besonderer Festigkeit, sie zieht sich direct in die hintere Spitze aus und bildet die Grundlage für die blättrigen Ablagerungen, die sich auf der Innenfläche der schwach gewölbten Schale oft bis zu beträchtlichem Durchmesser erheben. Diese Schalen lassen sich unmittelbar von jenen der Belemniten ableiten, besonders wenn man jene Sepienschalen, die wie S. Orbigniana in eine starke, freie Spitze auslaufen, in Betracht zieht. Die solide Spitze entspricht dem Rostrum der Belemniten, während die Alveolarhöhle der letzteren, sowie das vom Rücken derselben ausgehende Hornblatt dem ganzen übrigen Theil der Sepienschale homolog ist. Die in der Alveole der Belemniten die Kammern des Phragmoconus darstellenden Scheidewände sind in der Sepienschale durch die flach oder doch kaum concav angesetzten Lamellen repräsentirt. Anstatt getrennt von einander Kammern zu bilden, folgen die Schichten unmittelbar auf einander. So ist die complicirte Schale der Belemniten durch Reduction auf eine der Sepienschale entsprechende niedere Stufe verfolgbar. Noch mehr redu-

cirt ist die Schale der Loliginen, welche nur durch ein langgestrecktes, biegsames, im Rückentheile des Mantels verborgenes Hornblatt (Calamus) dargestellt wird. Seiner Mitte entlang verläuft ein nach aussen vorspringender Kiel. Dieses Schalenrudiment entspricht dem äusseren, gewölbten und an organischer Substanz reicheren Theile einer Sepienschale und ist damit auch dem Hornblatte eines Belemnitengehäuses homolog. — Endlich findet man in der Gattung Octopus, deren Mantel im Nacken nicht mehr vom Kopfe abgesetzt ist, ein Paar dünne, dem Rückenintegumente eingelagerte Plättchen als die letzten Ausläufer einer vom Mantel ausgehenden Schalenbildung, welche sich jener bei Gastropoden beschriebenen somit vollständig parallel verhält. Da auch bei Cephalopoden die erste Genese der Schale von einer Einsenkung des Mantels ausgeht (Sepia), werden innere und äussere Schalen enge verknüpft, und zugleich der Zusammenhang beider mit dem Verhalten bei anderen Mollusken aufgedeckt.

Als etwas von all' diesen durch eine streng durchgeführte Vergleichung erfassbaren Gehäusen Verschiedenes ist die Schale von Argonauta anzusehen, die nicht vom Mantel, sondern von einem lamellös verbreiterten Armpaare secernirt wird. Bei den Gastropoden erscheint eine besondere Einrichtung in der Bildung des sogenannten »Deckels«, welcher auf der Rückenfläche des Fussendes vieler Prosobranchiaten auftritt, dem ins Gehäuse zurückgezogenen Thiere zum Verschlusse dienend. Hier erhebt sich die Frage, ob dieses Gebilde nicht gleichfalls von einer Platte der Placophoren ableitbar sei.

Kiemen.

§ 260.

Dem Aufenthalt der Mollusken im Wasser entspricht die Art der bei ihnen verbreiteten Athmungsorgane, der Kiemen, die sämmtlich Differenzirungen des Integumentes sind, und demgemäss ursprünglich eine oberflächliche Lagerung besitzen, wenn sie auch durch Duplicaturen anderer Hautregionen (Mantel) überdeckt, und so in besonderer Höhlung — der Kiemenhöhle — geborgen sind.

Die an das Integument geknüpfte Function der Athmung scheint nicht immer an homologen Regionen sich zu localisiren, so dass keineswegs alle als Kiemen erscheinende Organe morphologisch übereinstimmen. Im Allgemeinen sind die Kiemen der Mollusken seitlich am Körper befindliche Fortsätze, die im wenigst veränderten Zustand zwischen Mantel und Fuss entspringen. (Vergl. Fig. 170. *A. B. br.*) Sie bieten sowohl bezüglich ihrer Ausdehnung über den Körper als auch in Bezug auf Zusammensetzung aus einzelnen Theilen eine lange Reihe vielartiger Modificationen. Bei den Placophoren bilden sie nur eine Reihe von Faltungen oder Lamellen, welche zwischen Mantel und Fuss sich rings um den Körper

erstreckt, und als eine vom Epipodium ausgegangene Bildung angesehen werden kann (Epipodialkieme).

Unter den Lamellibranchiaten stellen sie blattartige Gebilde dar, die zwischen Mantel und dem mit dem Fuss endigenden Eingeweidesack entspringend, in die vom Mantel beiderseits umschlossene Höhle einragen (Fig. 176. *br. br'*). Ihr freier Rand ist gegen die Ventralfläche gerichtet.

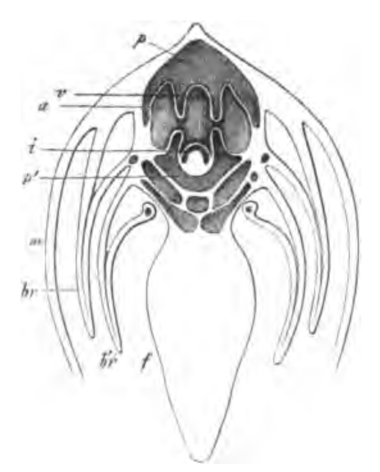


Fig. 176. Senkrechter Querschnitt durch eine Anodonta. *m* Mantel. *br* äusseres, *br'* inneres Kiemenblatt. *f* Fuss. *v* Herzkammer. *a* Vorhof. *pp'* Pericardialhöhle. *i* Darmcanal.

Fast alle Muschelthiere besitzen jederseits zwei Paare solcher Kiemen, ein inneres, mediales und ein äusseres, lateral gelagertes Paar. Das erstere ist häufig das grössere. Mit Ausnahme von Anomia, bei der durch Anpassung auch zahlreiche andere Modificationen der Organisation entstanden sind, ist die Anordnung der Kiemen symmetrisch. Jedes Kiemenblatt entwickelt sich aus einer Reihe neben einander hervorsprossender Fortsätze, die bei Vielen auch ferner isolirt bleiben, und einzelne parallel neben einander gelagerte Kiemenfäden vorstellen (Mytilus, Avicula, Arca, Pectunculus, Pecten, Spondylus). Bei der Mehrzahl dagegen geht die Kieme aus jenem embryonalen Zustande in einen andern über, indem die Kiemenfäden sich unter einander verbinden. Die Vereinigung der abgeplatteten, mit der Fläche gegen einander gerichteten Fäden oder Blättchen bildet ein K i e m e n b l a t t, und geschieht bald durch Verkleben der Fäden, bald durch Verwachsung, indem von jedem Kiemenfaden wulstartige Vorsprünge in regelmässigen Abständen gegen einander treten und verschmelzen. Da zwischen diesen Verbindungen feine, das Wasser durchlassende Spalten übrig bleiben, erhält jedes Kiemenblatt eine gitterförmige Beschaffenheit. Jeder Kiemenfaden bildet gleich von seinem ersten Auftreten an keine solide Verlängerung, sondern vielmehr eine Schleife, und umschliesst damit einen Raum (Intrabranchialraum), der mit dem Verwachsen der Kiemenfäden das ganze Kiemenblatt durchzieht und durch die zwischen den Fäden bleibenden Spalten nach aussen communicirt. Das durch letztere eintretende Wasser sammelt sich in einem an der Befestigungsstelle des Kiemenblattes befindlichen Canal, durch den es am hinteren Körperende wieder ausgeleitet wird.

Chitinstäbchen bilden für die einzelnen Kiemenfäden einen besonderen Stützapparat.

Die Oberfläche sämmtlicher Kiemen überkleidet ein Wimperepithel. Reihen grosser Cilien ziehen sich der Länge nach an den leistenartigen

Vorsprüngen der Kiemen herab, und dicht stehende feinere Cilien ordnen sich dazwischen und unterhalten eine beständige Wasserströmung. Am freien Rande jedes Kiemenblattes besteht eine durch Einbuchtungen jedes einzelnen Kiemenblättchens gebildete, mit längeren Cilien ausgekleidete Rinne, in der eine zum Munde führende und damit auf die Nahrungszufuhr gerichtete Wasserströmung erzeugt wird.

Bedeutende Modificationen entstehen durch Verwachsung der beiderseitigen Kiemen hinter dem Fusse, entweder durch unmittelbare Vereinigung der freien Ränder, oder durch eine besondere die beiderseitigen Kiemen verbindende Membran. Am meisten ist diese Verwachsung bei den sichelförmig gekrümmten Kiemenblättern von Anomia ausgeprägt, wo der ganze Kiemenapparat von dem sehr reducirten Eingeweidesacke sich entfernt hat, und nicht mehr auf die Seiten vertheilt erscheint.

Bonnet, R., Der Bau u. die Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morphol. Jahrb. III.

§ 261.

Der Kiemenapparat der Gastropoden bietet bei noch grösserer Mannichfaltigkeit der einzelnen Vorrichtungen im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wie bei den Muschelthieren dar, indem er in seiner typischen Form aus parallel aneinander gereihten Blättchen oder auch mehr cylindrischen Fortsätzen besteht, die von der Oberfläche des Körpers vorragen, und damit vom umgebenden Medium, dem Wasser, umspült sind, während ein Blutstrom ihr Inneres durchzieht. Noch mehr wird diese Uebereinstimmung durch die Lagebeziehungen zum Mantel ausgedrückt, zu welchem sie in denselben Verhältnissen wie bei den Lamellibranchiaten getroffen werden. Sowohl in der Zahl als in der Ausdehnung ergeben sich gegen die Muschelthiere bedeutende Beschränkungen und dasselbe gilt auch vom Baue, der gegen jene bedeutend einfacher ist. Die kreisförmig angeordnete Epipodialkieme der Placophoren tritt noch bei Patella auf, indess andere Patelliden (Lottia) noch zwei mehr dorsal gelagerte gefiederte Kiemen besitzen, und die letzteren damit als von der Epipodialkieme verschieden erscheinen lassen. Diese beiden vorne unter dem Mantel gelagerten Kiemen besitzen ferner Fissurella und Emarginula. Auch bei Haliotis lassen sie eine paarige Anordnung wahrnehmen, sind aber mehr nach links gelagert. Sie zeichnen die Zeugobranchien aus. Daran knüpft sich bei den Anisobranchien in Anpassung an die von der Schale abhängige Asymmetrie der Kiemenhöhle eine Verkümmerung der linken Kieme und eine grössere Ausbildung der rechten. Die verkümmerte Kieme rückt meist nahe an die andere heran, und tritt in asymmetrische Lagerung, oder schwindet bei anderen Prosobranchiaten gänzlich (Janthina, Neritaceen, Heteropoden).

Die Ausbildung der rechten Kieme ist meist einseitig, so dass sie nur halbgefiedert erscheint, indem die zweite Blättchenreihe verschwindet.

Während ganz allgemein die Blättchenstructur vorwaltet, sind bei wenigen (Calyptraea, Crepidula) fadenförmige Kiemen vorhanden, welche an die primitive Kiemenform der Lamellibranchiaten erinnern.

Mit der Rückbildung des Mantels und der Kiemenhöhle tritt auch für die Kiemen eine Modification ein, die zum gänzlichen Schwinden der Kiemen hinleitet. Diese Erscheinung zeigt sich innerhalb verschiedener Abtheilungen. So unter den Prosobranchiaten bei den Heteropoden, wo bei Carinaria die Kieme nicht mehr vom Mantel überdeckt wird, bei Pterotrachea, welcher der Mantel ganz fehlt, und die Kieme völlig frei liegt, indess Firoloïdes mit dem Mantel auch die Kieme verlor.

Unter den Opisthobranchiaten sind die Verhältnisse der Kiemen nicht minder an den Zustand des Mantels geknüpft. Jederseits liegt zwischen Mantel und Fuss eine Kieme (Pleurophyllidia), oder es ist nur eine einzige Kieme in einer Kiemenhöhle geborgen oder wird sogar nur theilweise vom Mantel bedeckt (Tectibranchiata). Mit dem Verluste von Schale und Mantel treten kiemenartige Gebilde bei einem Theile der Nudibranchiaten an der Rückenfläche des Körpers auf.

Blattförmige oder büschelartige, ramificirte Anhangsgebilde sind bald in der Nähe des Afters (Doris), bald reihenweis über den Körper vertheilt (Tritonia, Scyllaea). Wenn man in richtiger Würdigung der Thatsache, dass die Beschalung der Larven aller Opisthobranchiaten die Ableitung dieser Gastropoden von schalentragenden Formen nothwendig macht, auch für die Kiemen eine ursprüngliche Lagerung in einer Mantelhöhle annehmen muss, so wird man in Berücksichtigung der gleichfalls in der Mantelhöhle befindlichen Afteröffnung die Anordnung der Kiemen bei den Doriden als eine im Wesentlichen von jenem Zustand her erworbene betrachten dürfen. Von da an ergeben sich mannichfache Uebergangsformen zu einer grösseren Vertheilung der Kiemen über den Rücken des Körpers, zugleich Modificationen der Kiemen selbst, die, wie auch ihre specielle Gestalt sein mag, immer mehr blossen Hautfortsätzen ähnlich erscheinen. Diese Verschiedenheit in der äusseren Erscheinung der Kiemen leitet sich von ihrer oberflächlichen, der Umschliessung des Mantels entbehrenden Lage ab. Dadurch löst sich ihre anscheinend specifische Structur auf, und ihr Aussehen gewinnt immer mehr eine Uebereinstimmung mit dem benachbarten Integument, von dem sie mannichfaltig geformte Fortsatzgebilde vorstellen. Für diese Auffassung sind die Beziehungen jener Organe zum circulatorischen Apparate belangreich, indem daraus für sie die völlige Uebereinstimmung mit Kiemen hervorgeht. In ihren weitest



Fig. 177. Ancula (Polycera) cristata von der Rückenfläche. *a* Afteröffnung. *br* Kiemen. *t* Tentakel. (Nach Alder und Hancock.)

differenzirten Formen erscheinen die Kiemen dann über den ganzen Rückentheil des Körpers verbreitet, jederseits in einfachen oder mehrfachen Reihen von Papillen oder zottenartigen Fortsätzen, die sogar wieder Verästelungen darbieten können (Aeolidier). Der Verlust des Gehäuses gestattet also eine grössere Ausbreitung der Kiemen, sowie die Entstehung und Ausbildung jenes Schutzorganes auf eine Beschränkung der Lage der Kiemen gewirkt hat.

Bei manchen Opisthobranchiaten kommt es zu einer Rückbildung dieser Kiemen, wo dann wieder das gesammte Integument die respiratorische Function übernimmt (Phyllirhoë, Elysia, Pontolimax).

§ 262.

Eine andere, aus der zuerst vorgeführten Einrichtung des Athmungsapparates hervorgehende Modification gründet sich auf die Entwickelung des respiratorischen Canalsystems in der Wandung der Mantelhöhle. Bei manchen Kiemenschnecken verbreitet sich jenes Netzwerk von Canälen über die Kiemen hinaus in benachbarte Theile der Kiemenhöhle, die in Folge dessen an der Athmungsfunction sich betheiligen kann. Dadurch wird die Mantelhöhle zur Aufnahme von Luft geeignet, und gestaltet sich zu einer Lunge. Ein solches den für das Leben im Wasser organisirten Mollusken fremdes Organ ist in einzelnen, sehr verschiedenen Abtheilungen angehörigen Formen von einer Aenderung der Lebensweise ableitbar. Zugleich mit einer Kieme findet sich eine Lunge bei Ampullaria, wo sie einen parallel mit der Kieme gelagerten, mit contractiler Mündung versehenen Sack vorstellt. Ganz verloren gegangen ist die Kieme bei der landbewohnenden Gattung Cyclostoma.

Bei Onchidium ist eine Lunge vorhanden, die aber zugleich die Niere repräsentirt. Ein solcher der Niere benachbarter und noch ihre Mündung aufnehmender Raum dient als Lunge bei Helicinen und Limacinen, indess bei den Lymnäen und Planorben die Mantelhöhle selbst zur Aufnahme von Luft verwendet wird. Aber bei diesen dient die kiemenlose Mantelhöhle auch zum Athmen im Wasser, da bei manchen Lymnäen ein dauernder Aufenthalt in der Tiefe nachgewiesen ist.

§ 263.

Bei den Pteropoden scheint unter den Gymnosomen das Integument entweder gleichmässig der Athmung zu dienen (Clio) oder es sind oberflächenvergrössernde Fortsatzbildungen als Kiemen in Function (Pneumodermon). Aber erst bei den Thecosomen sind in der Mantelhöhle (Fig. 171 *A br*) gelagerte, und damit auf die Einrichtungen der übrigen Mollusken beziehbare Kiemen als gekräuselte Falten (Hyalea) vorhanden, die in ihrer Lage jenen der Cephalopoden ähnlich sind. Die Kiemen der letzteren nehmen ihre Entstehung zwischen Mantel und Fuss (Fig. 171 *B br*) in ganz ähnlicher Weise, wie sie bei manchen Gasteropoden dauernd

erscheinen. Erst mit der Entwickelung des Mantels rücken sie in die Tiefe, und lagern dann in einer Mantelhöhle, die an der, bei Vergleichung des Thieres mit den Gastropoden, der Hinterseite gleich zu setzenden Fläche sich öffnet. Bei allen sind die Kiemen symmetrisch angeordnet, vier sind bei Nautilus, bei allen übrigen lebenden Cephalopoden nur zwei vorhanden.

Jede Kieme bietet meist eine pyramidale Gestalt dar, mit der Spitze lateralwärts gerichtet, mit der Basis median (Fig. 178 *Br*). Sie besteht

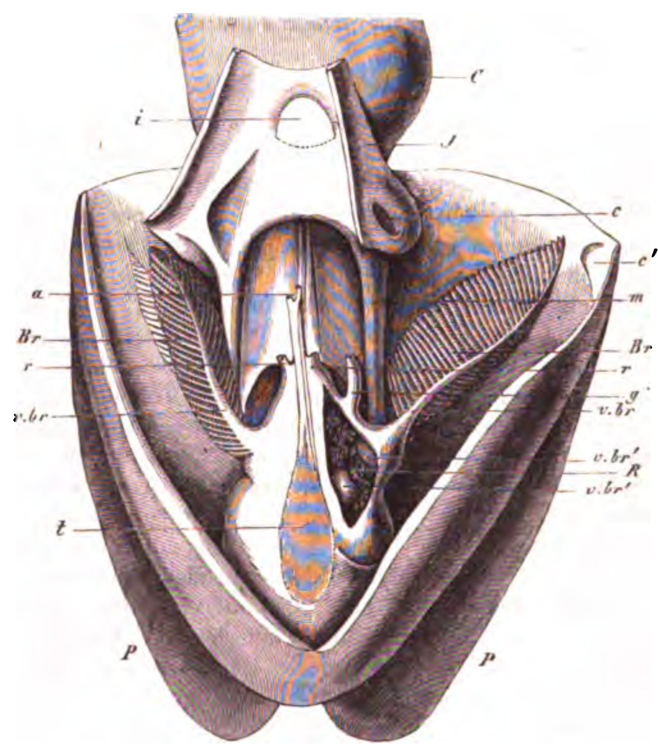


Fig. 178. Mantelhöhle und Trichter von *Sepia officinalis*. Die Mantelhöhle ist durch einen Medianschnitt geöffnet. Man sieht darin den Eingeweidesack vorragen, hinter dem zwei Muskelpfeiler *m* zu Trichter und Kopf emporsteigen. *Br* Kieme. *v br* Kiemenvene. *v br'* Bulbusartige Erweiterung derselben. *t* Tintenbeutel. *r* Mündung des Excretionsorganes, rechterseits geöffnet und in *R* die Venenanhänge erblicken lassend. *g* Genitalpapille. *a* After. *J* Trichter, durch einen medianen Längsschnitt geöffnet. *i* Zungenförmiges Organ. *c* Vertiefung zur Aufnahme des am Mantelrande liegenden Vorsprunges (Mantelschloss) *c'*. *C* Kopf. *P* Flossen.

entweder aus dicht aneinander liegenden, sich allmählich gegen die Spitze hin verjüngenden Blättchen (Nautilus und die meisten Loliginen), oder aus vielfach gewundenen Hautfaltengruppen, welche zwischen den beiden am Kiemenrande sich hinziehenden Kiemengefässstämmen ihren Ursprung nehmen (Octopoden).

Der Athmungsmechanismus combinirt sich auch hier mit der Ortsbewegung der Thiere. Bei jedesmaliger Erschlaffung der Muskulatur des Mantelrandes strömt Wasser in die Kiemenhöhle durch deren Spalte, namentlich zu beiden Seiten des Trichters, ein, und wird nach Bespülung der Kieme durch die Contractionen des Mantels wieder ausgetrieben. Dabei schliesst sich die Spalte der Athemhöhle, so dass nur noch der Trichter als Ausweg besteht, der nicht blos dem Wasser zum Durchtritte dient, sondern sich beim Ausstossen desselben auch activ betheiligt.

Inneres Skelet.

§ 264.

Bei der Mehrzahl der Weichthiere wird der Mangel eines inneren Skelets aufgewogen durch die in § 258 beurtheilten Schalen und Gehäuse, die auch als Stützen innerer Theile dienen.

Dagegen treten selbständige innere Stützorgane bei den Gastropoden auf. Im Kopfe dieser Thiere liegen, von der Muskulatur des Pharynx umschlossen, zwei, zuweilen auch vier, mehr oder minder innig mit einander verbundene Knorpelstückchen, die für die Reibplatte und ihre Adnexa einen Stützapparat bilden und für einen Theil der Pharynxmuskulatur, besonders für die Muskeln der Reibplatte, Insertionsstellen darbieten.

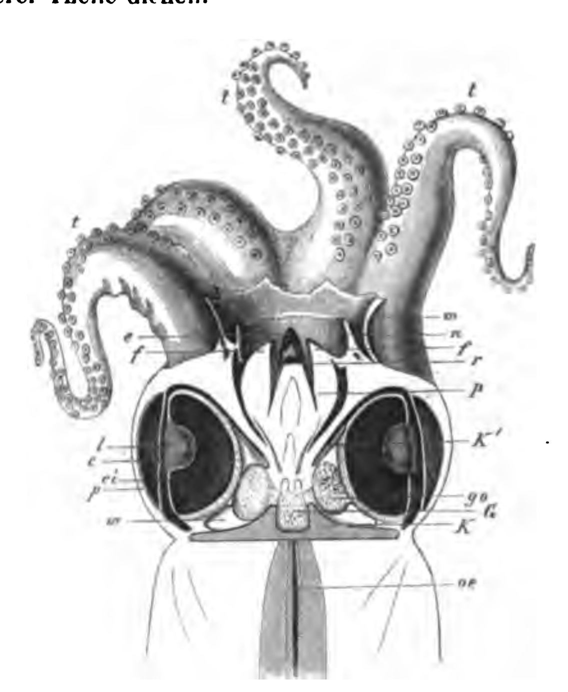


Fig. 179. Durchschnitt durch den Kopf von *Sepia officinalis*. *K K'* Kopfknorpel. *G* Gehirn. *go* Ganglion des Sehnerven. *w* weisser Körper. *l* Linse. *ci* Ciliarkörper. *c* Cornea. *p* Augenlid. *P* Buccalmasse. *m* äussere, *n* innere Lippenhaut. *e f* Kiefer. *r* Radula. *oe* Oesophagus. *t* Arme.

Reichlicher entwickelt treffen wir knorpelige Stützorgane bei den Cephalopoden. Das bedeutendste derselben liegt im Kopfe und dient als Hülle der Nervencentren, als Stütze der Seh- und Hörorgane, sowie als Ursprungsstelle einer reichen Muskulatur. Bei Nautilus wird dieser Kopfknorpel durch zwei median verschmolzene, vorne wie hinten in Fortsätze ausgezogene

Stücke dargestellt, welche den Anfangstheil der Speiseröhre umfassen. Um vieles mehr entwickelt ist der Kopfknorpel der Dibranchiaten. Er besteht aus einem mittleren, vom Oesophagus durchbohrten Theile (Fig. 179. *K*) und zwei Seitenflügeln, welche bald nur als flache Ausbreitungen erscheinen und dann zur Bildung von Orbiten mit accessorischen Knorpelplättchen versehen sind, bald in höherer Ausbildung auch nach oben in Fortsätze übergehen (*K'*) und die Orbita vollständiger umschliessen. In dem vom Oesophagus durchsetzten Theile des Kopfknorpels lagert das centrale Nervensystem (*G*).

Ausser dem Kopfknorpel besitzen die Dibranchiaten noch andere knorpelige Skeletstücke. Ein Rückenknorpel ist das verbreitetste. Derselbe liegt bei den Sepien als ein halbmondförmiges Stück im vordern Dorsaltheile des Mantels, und setzt sich in zwei schmale laterale Hörner fort, die bei Octopus, wo das Mittelstück geschwunden, selbständig fortbestehen.

Dazu kommt noch ein Knorpelstück im Nacken, sowie zwei Knorpel an der Trichterbasis: die Schlossknorpel. Sie sind weniger constant als die an der Basis der Flossen liegenden Knorpelstücke, die bei allen mit Flossen versehenen Dibranchiaten zur Befestigung der Flossenmuskulatur bestehen.

Muskelsystem.

§ 265.

Aus dem Vorkommen eines mit dem Integumente verbundenen Hautmuskelschlauches, sowie der im Ganzen, trotz der vielgestaltigen Modificationen doch einförmigen Bildung äusserer Stützapparate, wird die geringe Entfaltung gesonderter Muskelbildungen verständlich. Damit steht der Mangel innerer Stützorgane in den unteren Abtheilungen, oder deren relativ geringe Entwickelung in den höheren Classen in Zusammenhang. Die Muskulatur besteht aus bandförmigen Fasern, an denen Andeutungen von Querstreifen nicht selten auf eine höhere Differenzirung hinweisen.

Bei den Lamellibranchiaten sind vorzüglich Schliessmuskeln entwickelt, die quer oder schräg durch den Körper von einer Schalenklappe zur andern ziehen. Sie sind entweder auf zwei, weit von einander liegende Gruppen — eine vorne (Fig. 167 *m a*), die andere hinten (*m p*) — vertheilt und bilden zwei getrennte Muskeln (Unio, Anodonta), oder es besteht nur Ein Muskel, welcher dann dem hinteren der Dimyarier entspricht, und die Mitte der Schale einnimmt (Pecten, Ostrea). Zum Rückziehen des Fusses wirken gleichfalls besondere dem Integument verwebte Muskeln, die vom Rücken der Schale entspringen und zuweilen in mehrere Paare gesondert sind. Diese Retractoren finden sich wieder bei den gehäusetragenden Gasteropoden. Sie bilden hier meist einen einfachen, aber doch paarig angelegten, im Grunde des Gehäuses entspringenden Muskel, der, an Umfang zunehmend, sich zu den vorderen Körpertheilen

begibt. Er versorgt ausser dem Fuss noch den Kopf mit dem Anfang des Darmrohrs (Schlundkopf), und gibt besondere Bündel an andere vorstreckbare Theile, so an die Tentakel und das Begattungsorgan ab. Von der Spindel des Gehäuses entspringend und auch in seinem Verlaufe ihr anliegend, wird er als M. columellaris bezeichnet. Bei den Heteropoden hat er seine Endausbreitung im Kielfusse. Bei den Pteropoden strahlt er in die aus dem Fusse hervorgegangenen Flossen aus. Ausser diesen Muskeln finden sich noch einzelne zu den Eingeweiden tretende Bündel.

Mit dem Bestehen eines entwickelten inneren Skeletes wird die Muskulatur der Cephalopoden um vieles differenzirter. An dem Kopfknorpel befestigen sich bei Nautilus zwei mächtige Retractoren, die seitlich in der Wohnkammer der Schale entspringen. Bei den mit innerer Schale versehenen Decapoden nehmen dieselben Muskeln ihren Ursprung von der Wand des Schalenüberzuges und bei den Octopoden von einem dort liegenden Knorpel. Von diesen beiden Muskeln zweigen sich zwei Züge für den Trichter ab. Ein anderes mächtigeres Muskelpaar entspringt im Nacken des Thieres und tritt breit zur Ventralfläche in den Trichter. Auch im Mantel ordnet sich die Muskulatur in gesonderte Lagen, und die Flossenmuskeln zeigen ebenso deutlich getrennte Schichten. Endlich ist der sehr ausgebildeten Muskulatur der Arme zu gedenken, die zum Theil vom Kopfknorpel entspringt, und einen in der Armaxe verlaufenden Canal einschliesst.

Nervensystem.

Centralorgane und Körpernerven.

§ 266.

Auch für dieses Organsystem können wir bei den Würmern Anknüpfungen nachweisen. Der gesammte Centralapparat scheidet sich nämlich in eine obere dem Anfang des Darmrohrs aufliegende Ganglienmasse, die oberen Schlund- oder Cerebralganglien, und eine ventral gelagerte, durch Commissuren mit der ersteren verbundene Masse, die unteren oder Fussganglien. Beide sind paarig. Die erste Anlage der Cerebralganglien ist als eine Differenzirung des Ectoderms erwiesen, als ein Einwachsen seiner Formelemente, mit denen auch gleichzeitig die Anlage der Sehorgane erfolgt (Gasteropoden). Durch die Beziehungen der Cerebralganglien zu den dem Kopfe zugetheilten höheren Sinnesorganen wird die Homologie dieser Ganglien mit den Cerebralganglien der Würmer (und Arthropoden) sicher gestellt. Aber auch die Pedalganglien sind von niederen Befunden ableitbar, denn wir finden sie noch bei manchen Mollusken durch eine Einrichtung vertreten, die dem Bauchstrange der Ringelwürmer entspricht. Von den Pedalganglien ausgehende, längs des Fusses sich vertheilende Längsstämme sind durch Querstränge verbunden und erscheinen damit in der Anordnung einer ventralen Nervenkette.

Wenn in diesen Verhältnissen des Nervensystems somit nichts wesentlich Neues erscheint, und selbst in dem Vorhandensein von nur zwei ventralen Ganglien (eben den Fussganglien) eine Concentrirung der auf niederer Stufe aufgelösten, eine Bauchganglienkette darstellenden Nervenmasse gesehen werden muss: so besteht doch eine bei Würmern nicht ausgeprägte Einrichtung in dem Vorkommen voluminös entfalteter Visceralganglien. Diese spielen hier nicht nur eine wichtige Rolle in der Zusammensetzung des gesammten Nervensystems, sondern treten auch durch allmähliche Verkürzung ihrer Commissuren mit den Cerebralganglien zusammen. Diesen Centralorganen kommen dadurch neue, ursprünglich peripherisch gelagerte Theile zu. Daher wird es zweckmässig, diese sonst dem Eingeweidenervensystem zugehörigen Ganglien schon hier in Betracht zu ziehen. Diese die Eingeweide (Herz, Kiemenapparat, Geschlechtsorgane) versorgenden Theile des Nervensystems bewirken durch den Wechsel ihrer Zahl in den einzelnen Abtheilungen eine bedeutende Complication des gesammten Organsystems, und bieten der Vergleichung manche Schwierigkeiten, die andererseits auch durch die bedeutenden Modificationen der Lagerung der primitiven Ganglien in Folge von Verkürzung oder Verlängerung der Commissuren entstehen.

Einen der niedersten Befunde zeigt das Nervensystem der Placophoren. Ein aus zwei Strängen bestehendes Nervenband (Fig. 180 *C*) umzieht den Schlund, ohne jedoch obere Anschwellungen aufzuweisen, was aus dem Mangel von Augen und Tentakeln sich verstehen lässt. Der eine, innere Strang setzt sich getheilt unter den Schlund fort und geht theils in ein mit dem anderseitigen zusammenhängendes Subpharyngealganglion über, theils setzt er sich zu einem Fussganglion (*P*) fort. Aus jedem dieser beiderseitigen Ganglien entspringt ein starker nach hinten verlaufender Nervenstamm, der, wie die Ganglien selbst, mit dem anderseitigen durch regelmässige Queranastomosen verbunden ist, und diesen Stellen entsprechend Nerven zum Fusse abgibt. Der äussere, vom Schlunde herabziehende Strang verläuft längs der Seite des Körpers nach innen von den Kiemen, und bildet den Pallialnervenstamm (*pl*). Ausserdem findet sich noch eine Gruppe von vier kleinen Ganglien unter dem Schlunde (Sublingualganglien). Die beiden Stämme der Fussnerven sind stärker als die vom Nervenbande zu ihm tretenden Commissuren. Wir werden in ihnen also auch centrale Theile zu suchen haben. Sie erscheinen wie Längsstämme eines »Bauchmarkes«, welches ähnlich wie bei den

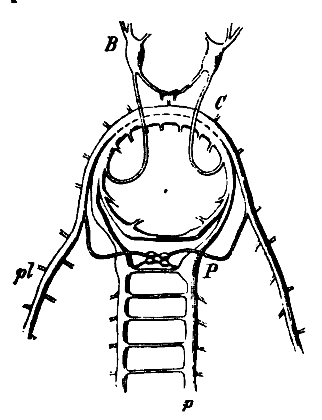


Fig. 180. Nervensystem von Chiton cinereus. *C* Cerebralnervenstrang. *P* Pedalganglien. *pl* Pallialnerven. *p* Fussnerven. *B* Buccalganglien. (Nach H. v. JHERING.)

Gephyreen seine Ganglienzellen nicht streng in einzelne Gruppen vertheilt hat. Die Structur dieser Stränge bedarf jedoch noch der Untersuchung. In dem Hauptsächlichsten der Anordnung dieses Nervensystems sind die gleichen Verhältnisse wie bei den Solenogastres, speciell bei Chätoderma zu erkennen (§ 121).

§ 267.

Die relativ geringe Entwickelung der Cerebralganglien ist bei den Lamellibranchiaten aus dem Mangel eines mit Sinnesorganen versehenen Kopfes abzuleiten. Diese Ganglien (Fig. 181 *a*) treten häufig so zur Seite, dass zwischen ihnen eine längere Commissur besteht (Lucina, Panopaea, Anodonta, Unio, Mytilus, Arca, Cardium, Pholas u. a.). Ausser ansehnlichen Visceralcommissuren geben sie nur einige kleinere Zweige ab. An der Stelle der Pedalnervenstämme finden wir zwei Pedalganglien, deren Nerven ihren Verbreitungsbezirk im ventralen Theile des Körpers, besonders im Fusse besitzen. Sie lagern an der Wurzel des Fusses, zuweilen auch tiefer in ihn eingebettet. Je nach der Entwickelung des Fusses und seiner Entfernung vom vorderen Theile des Körpers sind die Commissurstränge von verschiedener Länge. Bei wenig ausgebildetem Fusse, oder wenn derselbe sehr weit nach vorne gerückt ist, können Cerebral- und Pedalganglien einander beträchtlich genähert sein (Solen, Mactra). Sogar eine Aneinanderlagerung findet statt, wie bei Pecten (Fig. 182 *C*), wo die durch eine weitgespannte Bogencommissur verbundenen Cerebralganglien (*a*) die kleineren Fussganglien zwischen sich nehmen. Die voluminöse Ausbildung der Fussganglien hängt von der Entwickelung des Fusses ab. Sie sind in der Regel, ohne ihre Selbständigkeit aufzugeben, innig mit einander verbunden. Die peripherischen Nerven der Gehirnganglien haben ihre vorzügliche Verbreitung in den dem Munde zunächst gelegenen Körpertheilen und senden auch Aeste zum Mantel. Bei einigen erscheinen diese Mantelnerven (Fig. 181 *t'*) als zwei starke Stämme, die dann am Rande des Mantels mit anderen von den Visceralganglien kom-

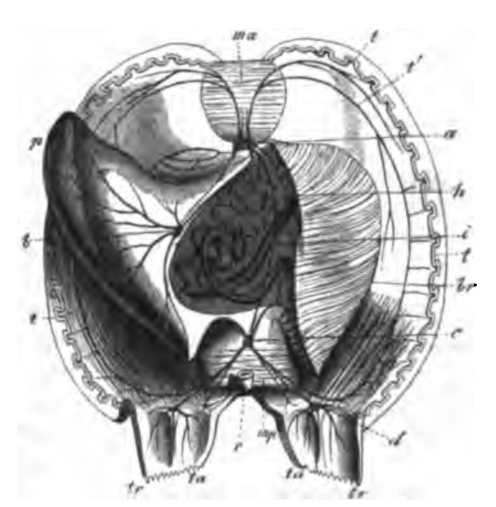


Fig. 181. Nervensystem von Cytherea Chione. *a* Obere Schlund- (Gehirn-) Ganglien. *b* Fussganglien. *c* Eingeweideganglion. *d* Ganglien der Athemröhren (Siphonalganglien). *ma* Vorderer, *mp* hinterer Schliessmuskel der Schale. *p* Fuss. *t* Mantelrand. *t'* Mantelrandnerv. *br* Kieme. *i* Darmcanal. *h* Leber. *r* Enddarm. *tr* Athemsipho. *ta* Cloakensipho. (Nach Duvernoy.)

menden Aesten sich verbindend, entweder einen einfachen, stärkeren Randnerven, oder ein förmliches Nervengeflechte darstellen. Das Visceralganglion bildet häufig das grösste Ganglion des gesammten Nervensystems. Es ist dem hinteren Schliessmuskel angelagert (Fig. 181 c, Fig. 182 c) und durch lange Commissuren mit den Gehirnganglien in Verbindung. Man vermag an diesem Ganglion zwei durch eine kurze Quercommissur verbundene Hälften zu erkennen, die sich verschieden nahe rücken und zuletzt einen einfachen viereckigen Knoten vorstellen, je nachdem die beiderseitigen Kiemen dieser Thiere frei oder mit einander verwachsen sind. Schon aus diesem Umstande geht die Beziehung dieses Ganglions zu den Kiemen hervor; noch deutlicher wird sie durch die starken, aus jenem hervortretenden und die Kiemen versorgenden Nervenstämme. Ausser Zweigen zu den benachbarten Partieen des Mantels gibt es noch zwei starke Nerven ab, die bei vielen Lamellibranchiaten an den Mantelrand verlaufen und in die vorerwähnte Plexusbildung übergehen.

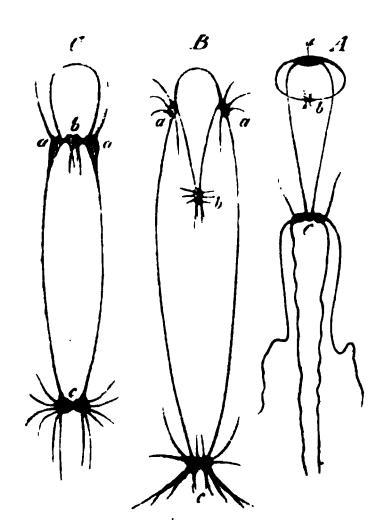


Fig. 182. Nervensystem von Lamellibranchiaten. *A* von Teredo, *B* von Anodonta, *C* von Pecten. *a* obere Schlundganglien (Gehirnganglien). *b* Untere Schlundganglien (Fussganglien). *c* Kiemen- oder Eingeweideganglien.

Bei vorhandener Siphonenbildung treten von dem Visceralganglion starke Nerven ab und verzweigen sich nicht nur auf der ganzen Länge der Athmungsröhren, sondern gehen auch noch eine besondere, an der Basis der Siphonen gelegene Ganglienbildung ein (Fig. 181 d). (Solen, Mactra, Mya, Lutraria, Cytherea u. a.) Bezüglich der vom Visceralganglion zu den einzelnen Organen gehenden Nerven ist nur wenig bekannt. Solche Nerven sind beobachtet bei Pinna, Anomia, sowie bei Arca und Solen, wo sie entweder vom Ganglion oder den Commissuren ausgehen. Wenn wir die zum Visceralganglion tretenden Stränge (Cerebrovisceralcommissur) den Pallialnerven der Placophoren vergleichen, so werden wir wesentlich in der Beziehung zu einem Ganglion ein Hinderniss erkennen, wogegen jedoch dieselben Nerven bei Chätoderma (§ 121) mit einem terminalen Ganglion verbunden sind.

Mit dem Nervensystem der Lamellibranchiaten stimmt jenes der Scaphopoden fast völlig überein.

Duvernoy, Sur le système nerv. des Moll. acéphales. Mém. Acad. des Sc. Paris. T. XXIII.

§ 268.

Die Ausbildung eines Kopfes und die Entfaltung von mehrfachen, oft sehr hoch differenzirten Sinnesorganen in demselben, lässt das Nervensystem der Gasteropoden von jenem der vorigen Abtheilungen im Allgemeinen durch die grössere Ausbildung der Gehirnganglien ausgezeichnet erscheinen. Diese verbinden sich durch eine Commissur mit ventral gelagerten Theilen, und bieten bei den niederst stehenden Prosobranchiaten — den Zeugobranchien — mancherlei Anschlüsse an die Verhältnisse des Nervensystems der Placophoren. So ist bei Fissurella (Fig. 183) und Haliotis ein Rudiment einer Bauchganglienkette erkennbar, indem die von Pedalganglien ausgehenden Nervenstämme — Pedalnerven — quere Verbindungen aufweisen. Die Pallialnerven der Placophoren geben zwar nicht mehr direct von den Cerebralganglien ab, sondern verlaufen neben den Pedalnerven, mit denen sie aus einer gemeinsamen Nervenmasse zu entspringen scheinen. Die Zweige der Pallialnerven (*pl*) versorgen das Epipodium. Zu der Ganglienmasse, welche diese Nerven abgehen lässt, treten von den Cerebralganglien doppelte Commissuren, davon die eine mit den Pedalnervenstämmen, die andere mit den Pallialnerven, resp. mit den an gleicher Stelle ausgehenden Eingeweidenerven einen Zusammenhang bildet. Bei den übrigen Prosobranchiaten ist von der Andeutung einer Bauchganglienkette nichts mehr zu finden. Es bestehen Pedalganglien, in welche wohl die bei Haliotis und Fissurella längs der pedalen Nervenstämme zerstreuten Ganglienelemente concentrirt sind. Doch bedürfen diese Verhältnisse noch genauerer Untersuchung. Aus den secundären Pedalganglien scheint ein Ganglion lateral in die Commissuren einzutreten, welches dann sowohl mit Cerebral- wie mit secundären Pedalganglien in Verbindung bleibt. Es entsendet die Pallialnerven; diese erfahren jedoch in dem Maasse Rückbildungen, als von denselben Commissuralganglien andere Nerven entspringen.

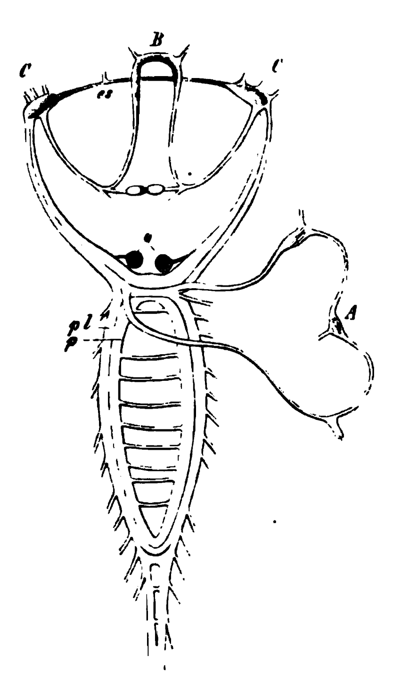


Fig. 183. Nervensystem von Fissurella. *C* Cerebralganglien. *cs* Commissur derselben. *p* Pedalnerven. *pl* Pallialnerven. *A* Visceralganglion. Nach H. v. JHERING.

Bei einem Theile der Prosobranchiaten sind einige solcher Nerven

schon durch ihren Verlauf bemerkenswerth. Bei Haliotis schon vorhanden gehen sie von der gemeinsamen Fussganglienmasse (den Palliopedalganglien) aus. Sonst entspringen sie aus den Commissuralganglien (Fig. 184 *co*). Vom rechten verläuft ein Nerv über die Eingeweidemasse zu einem die Körperwand versorgenden Ganglion (Supraintestinalganglion) (*sp*). Vom linken Commissuralganglion tritt ein Nerv unter die Eingeweide zu einem Subintestinalganglion (*sb*), welches wie das erstere durch eine Commissur mit einem Abdominalganglion (*A*) zusammenhängt.

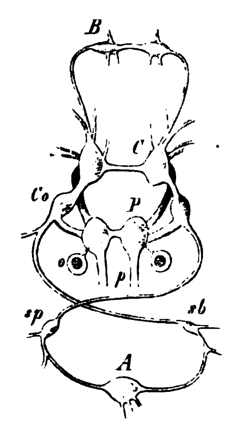


Fig. 184. Nervensystem von Paludina vivipara. *C* Cerebral- *P* Pedal-, *Co* Commissurganglien. *B* Buccalganglien. *A* Abdominalganglion. *sp* Supra-, *sb* Subintestinalganglion. *p* Fussnerven. *o* Otocyste. (Nach H. v. Jhering.)

Beide vom Commissuralganglion kommenden Nervenstränge kreuzen sich also, und bieten die bezüglich ihrer Genese noch der Aufklärung harrende Eigenthümlichkeit, dass der rechte Nerv zur linken Seite, der linke zur rechten tritt. Wahrscheinlich liegen diesen Einrichtungen Lageveränderungen zu Grunde, die nicht blos innere Theile betreffen, da die in jene Nerven eingelagerten Ganglien zur Körperwand Zweige entsenden. Während ein grosser Theil der Prosobranchiaten durch jene Nervenkreuzung sich auszeichnet (Chiastoneura), ist diese bei einer andern Abtheilung nicht vorhanden, und die zum Abdominal- oder Eingeweideganglion verlaufende Commissur nimmt einen geraden Weg nach hinten (Orthoneura), wenn das Ganglion nicht mit dem rechten Commissuralganglion verschmolzen scheint (Nerita). Die Commissuralganglien liegen meist getrennt von den Pedalganglien, bei den Heteropoden sogar in weiterer Entfernung (Carinaria), womit eine bedeutende Verlängerung der Commissuren verbunden ist. Eine solche ergibt sich auch für die cerebro-pedalen Verbindungen der Heteropoden.

Bei den Tectibranchiaten erscheint die Ausbildung einer Commissur zwischen den Pedalganglien, und damit eine mehr laterale Lagerung der letzteren. Auch die ursprünglichen Visceralganglien sind lateral gelagert, zwischen Pedal- und Cerebralganglien (Umbrella, Gasteropteron), oder es bestehen noch Commissuralganglien, ganz nach dem Typus der Prosobranchiaten, und entsenden Verbindungsstränge zu einem die Kiemen versorgenden Ganglion oder Ganglionpaare, welches dem oben erwähnten Abdominalganglion zu entsprechen scheint (Aplysia, Acera).

Das Auseinanderweichen der Pedalganglien erlangt bei den Nudibranchiaten einen höheren Grad. Die Pedalganglien werden dadurch den cerebralen genähert (Fig. 184), mit denen auch durch Verkürzung und schliessliches Schwinden der betreffenden Commissur die Visceralganglien verbunden sind (Aeolidia). Durch engeren Zusammenschluss dieser Ganglien entsteht ein dorsal vom Schlunde gelagerter Gangliencomplex,

der an jeder Hälfte die einzelnen Ganglien mehr oder minder deutlich erkennen lässt, und mit mehrfachen Commissuren den Schlund umfasst (Doris, Tritonia). Wie die jeder Seite angehörigen Ganglien unter sich Verbindungen eingehen, so treffen wir endlich auch auf eine totale Verschmelzung der beiderseitigen Ganglienmassen zu einer einzigen, und dem entsprechend auch die sonst mehrfachen Commissuren durch Eine vorgestellt (Tethys). Damit wird ein anscheinend niederer Zustand erreicht, der aber nicht als Ausgangspunkt, sondern als das Ende einer Reihe von Differenzirungen betrachtet werden muss, ähnlich wie solche Befunde auch bei den Arthropoden vorhanden sind. Wie die aus der einheitlichen Nervenmasse hervortretenden Nerven die Abschnitte andeuten, aus denen die erstere sich zusammensetzte, so wird durch die den Schlund umfassenden Commissuren ein Zeugniss dafür gegeben, dass ventrale Ganglien dorsalwärts getreten sind.

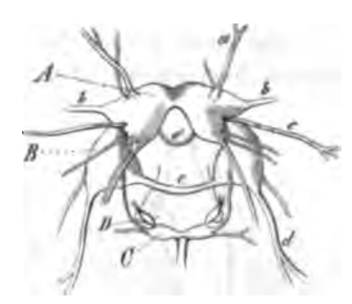


Fig. 185. Centrales Nervensystem einer Aeolidie (Fiona atlantica). *A* Obere Schlundganglienmasse, aus den vorderen Cerebral- und hinteren Visceral- oder Branchial-Ganglien bestehend. *B* Fussganglien. *C* Buccalganglien. *D* Gastroösophagealganglien. *a* Nerv zu den oberen (hinteren) Tentakeln. *b* Nerv zu den unteren Tentakeln. *c* Nerv zu den Geschlechtsorganen. *d* Fussnerven. *e* Commissur der Fussganglien. *e'* Commissur der Visceralganglien. (Nach R. Bergh.)

Im Nervensysteme der Branchiopneusten ergeben sich Anschlüsse an jenes der Tectibranchiaten und auch bei den Nephropneusten sind solche Beziehungen erkennbar. Eine Ausbildung der Cerebralganglien in einzelne auch äusserlich erkennbare Abschnitte zeichnet beide Abtheilungen aus.

§ 269.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen des Nervensystemes der Pteropoden zu jenem der Gasteropoden bestehen bei den Gymnosomen, während die Thecosomen durch die Länge der Cerebralcommissur ausgezeichnet sind. Die Cerebralganglien erhalten eine seitliche Lage oder nähern sich den Fussganglien, mit denen auch viscerale Ganglien verschmolzen sind. Die centrale Ganglienmasse lagert also unter dem Schlunde. Für die Gymnosomen ist ein primitiverer Zustand in der oberen Lagerung der Cerebralganglien wie im Vorkommen von Visceralganglien erkennbar. Bei allen versorgen die Pedalganglien die aus dem Fusse hervorgegangenen Flossen. Bei den Gymnosomen geben die Cerebralganglien zu den Tentakeln ansehnliche Nerven ab, die an deren Basis Ganglien bilden. Die Ganglien jeder Seite stehen unter einander durch Commissuren in Verbindung (Clio).

Die drei bisher bei den Mollusken unterschiedenen Ganglienmassen kehren auch bei den Cephalopoden wieder, erscheinen aber unter Ver-

kürzung der Commissuren dichter an einander gedrängt. Sie bilden einen den Schlund umgebenden Ring, der bei den Dibranchiaten vom Kopfknorpel umschlossen wird, so dass die peripherischen Nerven durch Oeffnungen des letzteren ihren Austritt nehmen.

Die obere Parthie des Schlundrings besteht bei Nautilus aus einer queren Nervenmasse (Fig. 186. *aa*) von der lateral die Nerven für die höheren Sinnesorgane abgehen. Sie entspricht den Cerebralganglien, die sich aber noch weit ventralwärts erstrecken (*bb*) und hier Nerven zu den Tentakeln entsenden (*tt'*). Erst das ventrale Abschlussstück dieses Ringes ist den Pedalganglien homolog, da es die Trichternerven abgibt. Der unteren, wie erwähnt, aus einem Theile der Cerebralganglien bestehenden Nervenmasse, fügt sich hinten eine zweite ventral gelagerte Masse (*cc*) an, die den Visceralganglien entspricht, und Nerven für den Mantel (*m*), sowie zwei die Vena cava begleitende Stämmchen zu den Kiemen und dem Gefässsystem entsendet. Jede dieser beiden Nerven bildet ein Ganglion (*d*), aus dem auch der Geschlechtsapparat versorgt wird.

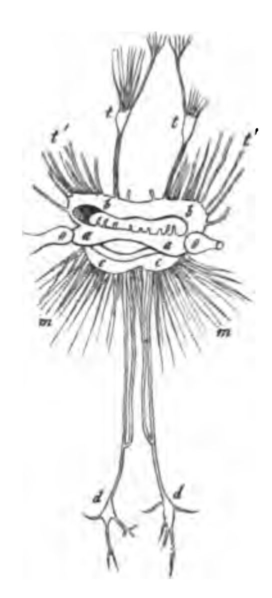


Fig. 186. Nervensystem von Nautilus pompilius. *a* Obere, *b* untere Ganglienmassen des Schlundrings. *c* Visceralganglien. *d* Genitalganglien. *m* Mantelnerven. *tt'* Tentakelnerven. (Nach OWEN.)

Bedeutender ist die Concentrirung des Nervensystems der Dibranchiaten. Die Cerebralganglienmasse ist noch mehr seitlich und ventralwärts gerückt, bis zur medianen Vereinigung vor dem den Pedalganglien entsprechenden Theile. Die Visceralganglien sind den Pedalganglien vollständig angeschlossen, und nur eine die Arteria pedalis durchlassende enge Stelle drückt die Spur einer ursprünglichen Scheidung aus, wie sie bei den Tetrabranchiaten noch vollständiger besteht. Der noch über dem Schlund liegende Theil der cerebralen Ganglienmasse ist in mehrere Abschnitte differenzirt. Der ventral getretene Theil sendet die Armnerven ab, die an der Basis der Arme unter einander verbundene Ganglien bilden. Von den visceralen Massen entspringen die Mantelnerven, deren jeder an der Bildung eines grossen Ganglions (G. stellatum) sich betheiligt.

In der histiologischen Sonderung der Centralorgane ist bei den Cephalopoden den übrigen Mollusken gegenüber eine bedeutend höhere Stufe erreicht, zu der die grössere Volumsentfaltung geführt hat. An allen Theilen der Nervencentren ist eine äussere graue Schichte aus Ganglienzellen zusammengesetzt, von der inneren, vorwiegend Fasern enthaltenden, weissen Markmasse unterscheidbar.

CHÉRON, Rech. p. servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. sc. nat. V. Sér. T. V.
OWSJANNIKOW und KOWALEVSKY, Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. Acad. de St. Pétersbourg. VII. Sér. T. XI.

Eingeweidenerven.

§ 270.

Ein Theil des Eingeweidenervensystems ward wegen seiner Beziehungen zu den Centralorganen des Nervensystems bereits bei jenen betrachtet, und bot zugleich ein Beispiel von der Veränderung des Werthes der Centralorgane in dem Maasse als peripherisch entstandene Ganglien allmählich in dieselben übergingen. Ausser diesem mit den Nervencentren sich vereinigenden hinteren Theile des Eingeweidenervensystems, das vorwiegend an Circulations- und Excretionsorganen, auch an Genitalien und Kiemen seine Verbreitung findet, besteht ein zweiter, den Darmcanal versorgender Abschnitt.

Die Lamellibranchiaten besitzen feine, vom Cerebralganglion ausgehende, zur Mundbegrenzung verlaufende Fädchen, als die ersten Spuren eines Abschnittes des Nervensystems, der bei den Gasteropoden weiter differenzirt erscheint. Die Ausbildung complicirter Mundorgane scheint damit in Connex zu stehen. Zwei vom Cerebralganglion entspringende Nerven begeben sich zu Ganglien, die der Buccalmasse angelagert und durch eine unter derselben hinziehende Commissur vereinigt sind. Diese Buccalganglien (Fig. 182 *B*, 183 *B*) versorgen die Mundorgane und senden Nerven an den Darm. Im Verhalten ihrer Commissur bestehen ziemliche Differenzen. In der Regel bleiben die Ganglien getrennt. Auch bei den Pteropoden besteht das gleiche Verhalten, und unter den Cephalopoden ist bei Nautilus das Paar der Buccalganglien lateral noch mit Pharyngealganglien in Zusammenhang, wodurch es die Verbindungsstränge mit den cerebralen Ganglientheilen empfängt. Bei den Dibranchiaten ist nur Ein Buccalganglion vorhanden, hinter welchem noch ein besonderes Suprapharyngealganglion gelagert ist (Sepia).

Die von den Buccalganglien ausgehenden Nerven sind am Darme wieder mit verschiedenen kleinen Ganglien ausgestattet.

Sinnesorgane.

Tast- und Riechorgane.

§ 271.

In dem Verhalten der Sinnesorgane schliessen sich die Mollusken enge an die Würmer an. Den Gefühlssinn treffen wir überall, wo nicht Hartgebilde bestehen, an der Körperoberfläche verbreitet, und als anatomische Vorrichtungen trifft man, an verschiedenen Körperstellen in ver-

schiedener Vertheilung, feine, borstenartige Verlängerungen von Zellen, die im Zusammenhange mit Nerven erkannt sind. Diese Gebilde finden sich am beständigsten an Körpertheilen, die speciell als Tastorgane fungiren und meist von ansehnlichen Nerven versorgt sind. Es sind diess die Tentakel.

In grosser Verbreitung bietet der Mantelrand der Lamellibranchiaten, bald in seinem ganzen Umfange, oft in mehreren Reihen angebracht (z. B. bei Mactra, Lima, Pecten u. a.), bald nur auf gewisse Stellen beschränkt, solche Tentakelbildungen, die auch nicht selten an den Siphonen vorkommen, und in beiden Fällen zur Controlirung der mit dem Wasser in die Mantelhöhle gelangenden Theile verwendet werden. Sie zeigen eine beträchtliche Contractilität und erhalten Fädchen vom Randnerven des Mantels.

Auch die Fortsatzbildungen am Epipodium, sowie am Mantelrande vieler Gasteropoden, nicht minder die Cirren am Rücken der Nudibranchiaten können als solche Organe thätig sein.

Ob das bei den Lamellibranchiaten den Mund seitlich besetzende Lappenpaar hierher gerechnet werden darf, ist zweifelhaft, dagegen treffen wir an den in fast regelmässiger Verbreitung bei den Gasteropoden sich findenden Kopftentakeln jene Tastorgane in grösserer Menge angebracht. Sehr häufig kommen ihnen noch besondere Differenzirungen an den die nervösen Endapparate tragenden Strecken zu.

Wenn es nicht sehr schwer ist, den vorhin aufgeführten Organen eine Function in der Wahrnehmung von Tasteindrücken zuzuschreiben, so ist es fast unmöglich, eine Reihe anderer Organe physiologisch zu bestimmen, die gleichfalls mit dem Integumente verbundene Sinnesorgane sind. Es sind grösstentheils wimpertragende Stellen, zu denen ein Nerv verläuft, der häufig dort Anschwellungen bildet. Welche Qualität des umgebenden Mediums auf diese Organe erregend wirkt, ist unsicher, und es geschieht nur auf eine sehr entfernte Analogie hin, wenn man sie als Riechorgane auffasst.

An die Nähe der Athmungsorgane sind sie bei den Gasteropoden gebunden, wo ich sie bei Heteropoden in allgemeiner Verbreitung auffand. Aehnlich fand ich sie bei den Pteropoden. Bei den nackten Gattungen dieser Abtheilungen liegt oberflächlich, dicht an den Kiemen, ein solches Wimperorgan, bei Pneumodermon radförmig gestaltet. Die schalentragenden besitzen es als eine quere Leiste in dem Theile der Mantelhöhle, durch welchen das Wasser seinen Weg zu den Kiemen nimmt.

Bei den Opisthobranchiaten scheint das hintere Tentakelpaar (Rhinophor) die Rolle eines Riechorganes zu spielen und besitzt dieser Function gemässe Umgestaltungen höchst variabler Art, wobei eine Oberflächenvergrösserung durch Leisten und mannichfache andere Vorrichtungen erkennbar wird. Ein Wimperbesatz scheint nie zu fehlen. Wenn man beachtet, dass hier die Athmung grösstentheils in Organen vollzogen wird, die dem Rücken des Thieres entspringen, so erscheint die Beziehung der

als Riechorgane fungirenden Tentakel ähnlich wie jene der vorerwähnten Apparate, und damit mag auch die zuweilen weit nach hinten gerückte Stellung dieser Tentakel in Zusammenhang stehen.

Die Cephalopoden zeigen Riechorgane in bestimmterer Form. Es sind zwei hinter den Augen liegende Grübchen oder auch flach stehende Papillen, welche mit Wimperhaaren überkleidet sind. Zwischen den wimpertragenden Zellen treten die Fortsätze der tiefer gelegenen Riechzellen empor. Ein neben dem Sehnerven entspringender Nerv versorgt sie.

Sehorgane.

§ 272.

Sehorgane kommen allen, freierer Bewegung sich erfreuenden Abtheilungen der Mollusken zu. Sie sind dagegen, wie auch sonst, bei den festsitzenden Formen rückgebildet, wenn sie auch während des Larvenlebens vorhanden waren. In diesem Falle finden sich die Placophoren, deren Larven in einem Pigmentfleckenpaar Andeutungen von Augen besitzen, die später sich rückbilden.

Solche dem Nervencentrum-angelagerte und dem Kopfe zugetheilte Gebilde sind bei den Lamellibranchiaten gleichfalls nur im Larvenzustande beobachtet, sogar mit einem lichtbrechenden Körper versehen, und erliegen später der Rückbildung. Aehnlich verhalten sich die Scaphopoden.

Anders verhält es sich mit den Organen, die meist in hoher Ausbildung am Mantelrande vieler Blattkiemer sitzen, und von besonderen Augenstielen getragen werden (Arca, Pectunculus, Tellina, Pinna u. a.) und bei manchen (Pecten, Spondylus) durch ihren, von einem im Augengrunde gelegenen Tapetum herrührenden, smaragdgrünen Farbenglanz schon älteren Forschern aufgefallen waren. Obgleich in dem Baue dieser Augen manches Eigenthümliche besteht, so stimmen sie doch im Wesentlichen mit den Sehorganen anderer Mollusken überein. Die Nerven empfangen sie von den am Mantelrande verlaufenden Stämmchen. In der Ausbildung dieser Organe herrschen manche Verschiedenheiten, und zuweilen werden sie durch blosse Pigmentflecke vertreten. Diese Einrichtung muss von dem bereits früher hervorgehobenen Gesichtspunkte aus beurtheilt werden, nach welchem Differenzirungen von Sinnesorganen aus einfachen Nervenendigungen an jeder Stelle des Integumentes möglich sind, so dass diese Augen des Mantelrandes nur functionell den sonst am Kopfe liegenden Sehorganen vergleichbar sind und morphologisch eigenartige, aus Anpassung entstandene Bildungen vorstellen, wie ähnliche Organe bei den Würmern.

Die Augen der Gasteropoden sind immer nur zu einem Paare am Kopftheil des Thieres vorhanden. Sie werden häufig durch blosse, dem oberen Schlundganglion aufgelagerte Flecke vertreten, und sind mit dem Verluste freier Ortsbewegung verschwunden (Vermetus). In der ein-

fachsten Form lagert das Auge unter dem Integumente (z. B. bei vielen Opisthobranchiaten). Bei anderen ist es in den Hautmuskelschlauch eingebettet, und erhält damit eine oberflächliche Lagerung, wodurch zugleich die Bildung eines längern Sehnerven bedingt wird. Die Lage unterhalb des Integumentes wird als eine secundäre beurtheilt werden müssen, da, wie bei den Würmern, das Integument an der Genese des Auges betheiligt ist. Die das Auge tragende Körperstelle findet sich dann in der Regel an der Tentakelbasis (Prosobranchiaten), die sich zu einem besonderen Augenstiele (Ommatophor) umbilden kann. Oder es steht das Auge auf einem vom Tentakel entspringenden Fortsatze (Strombus, Pterocera), oder dieser Fortsatz ist vom Tentakel entfernt und damit selbständig geworden. Durch den Augenstiel erhält das Auge Beweglichkeit, die bei den Heteropoden dadurch gegeben ist, dass der von einer weiten Kapsel umschlossene Augenbulbus (Fig. 187. o) durch Muskeln an jene befestigt wird. Die Thätigkeit der letzteren lässt den Bulbus seine Stellung ändern. Die Gestalt des Bulbus ist meist rundlich oder oval, sehr eigenthümlich bei den Heteropoden (Fig. 187).

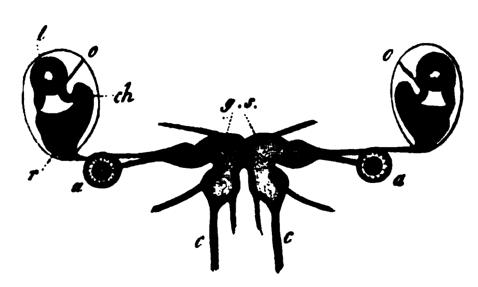


Fig. 187. Oberer Theil des Nervensystems nebst Sinnesorganen von Pterotrachea. *gs* Cerebralganglien (Gehirn). *c* Commissuren. *o* Augenkapsel. *L* Linse. *ch* Pigmentschichte. *r* Ganglion-Ausbreitung des Sehnerven. *a* Hörorgan.

Der Bulbus besitzt eine dünne äussere Umhüllung, die nach vorne in die vom Integumente gebildete Cornea (Pellucida) übergeht. An dem hinteren Umfange des Bulbus findet sich die Ausbreitung des Sehnerven häufig mit einer ganglionartigen Anschwellung (*r*). Nach innen folgt die Netzhaut mit den Endapparaten des Sehnerven, die in einer gegen den Binnenraum des Auges gerichteten Stäbchenschichte angebracht, von der äusseren Netzhautschichte durch eine Pigmentlage getrennt sind. Eine dicht hinter der Cornea gelagerte Linse füllt entweder den Binnenraum des Auges oder ist nach hinten von einer gallertigen Substanz umgeben, die eine Glaskörperschicht vorstellt.

Wie die empfindende Schichte vom Ectoderm aus gebildet wird, so ist auch die Linse eine Integumentbildung, da ihre Anlage von einer Zelle ausgeht, welche die Substanz der Linse allmählich in geschichteten Lagen abscheidet.

§ 273.

Im Anschlusse an das Auge der Gasteropoden findet sich das Cephalopoden-Auge. Die allmähliche Sonderung des Organes aus dem Ectoderm ist erkannt. Bei Nautilus bildet jeder von einer Art Augenstiel getragene

Bulbus eine seitliche Vorragung (s. oben Fig. 175 *o*), die bei einigen Dibranchiaten angedeutet ist, während der Bulbus sonst von Fortsätzen des Kopfknorpels eine Stütze empfängt, und wie in einer Orbitalhöhle lagert. Die Kapsel des Bulbus geht bei Nautilus in den Augenstiel über, bei den Dibranchiaten legt sie sich an die knorpelige Orbita an, und umschliesst daselbst eine Ganglienbildung des Sehnerven (Fig. 188 *go*), die bei Nautilus durch eine den Bulbus in weiterer Ausdehnung überkleidende Schichte vorgestellt wird. Vorne bildet die Augenkapsel einen dünnen als Cornea bezeichneten Ueberzug (*c*), hinter welchem die lichtbrechenden Medien des Bulbus lagern. Diese Cornea fehlt bei Nautilus; auch eine Linse wird vermisst. Die Augenkapsel setzt sich daher vorne unmittelbar in eine mit dem Integumente des Augenstieles zusammenhängende Membran fort, die eine pupillenartige, ins Innere des Bulbus führende Oeffnung trägt.

Diese directe Communication des Binnenraums des Bulbus mit dem umgebenden Medium ist bei den Dibranchiaten durch das Vorkommen einer Linse (*L*) aufgehoben; da aber der durchscheinende Theil der Augenkapsel bei manchen (Loligopsis, Histiotheutis etc.) ganz fehlt oder von einer Oeffnung durchbrochen ist (Sepia, Loligo, Octopus), so wird die vordere Fläche des von der Kapsel umschlossenen Bulbus noch von Wasser bespült. Dieser nach aussen communicirende Raum setzt sich nicht nur durch das Sehloch zur Linse fort, sondern dehnt sich auch in verschiedenem Maasse um den Bulbus.

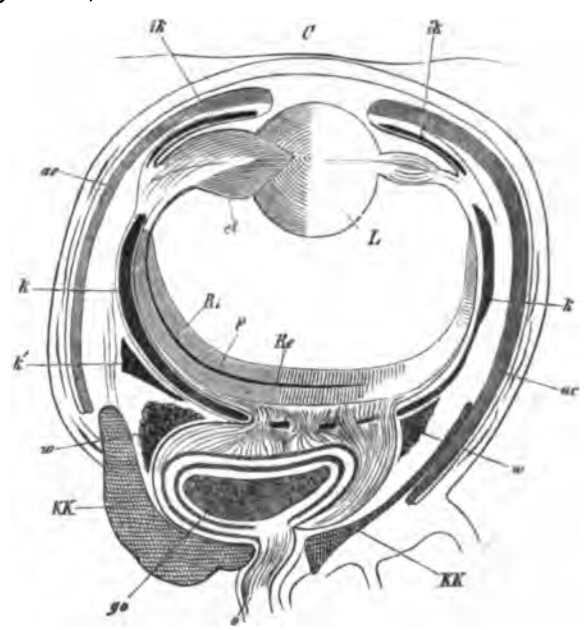


Fig. 188. Horizontalschnitt durch das Auge von Sepia (Schema). *KK* Kopfknorpel. *C* Cornea. *L* Linse. *ci* Ciliarkörper der Linse. *R* Innere Schichte der Retina. *Re* Aeussere Schichte. *P* Pigmentschichte. *o* Sehnerv. *go* Ganglion. *k* Augapfelknorpel. *ik* Irisknorpel. *w* Weisser Körper. *ae* Argentea externa. (Nach Hensen.)

Bei Vielen bildet das Integument nur im Umkreise der Cornea Falten, die als »Augenlider« bald nur an beschränkter Stelle vorkommen, bald in grösserem Umfange sich erheben, und dann mit Schliessmuskeln ausgestattet zu einem Schutzapparate des Auges werden können.

Die Grundlage des Bulbus bildet eine knorpelige Kapsel (Fig. 188 *k*), welche in dem die Pupille umgrenzenden Abschnitt des Bulbus als Irisknorpel (*ik*) auftritt. Ausserhalb dieses Augenknorpels lagert hinten das Sehnervenganglion, in dessen Umkreis ein bald sehr weit nach vorne ragendes, bald beschränktes weissliches Organ (*w*) sich findet. Darauf folgt eine Längsfaserschichte von Muskeln, sowie endlich eine bis zum Pupillenrande sich fortsetzende silberglänzende Membran (Argentea externa) (*ae*), welche den Ueberzug des Bulbus gegen den vorerwähnten Raum bildet. Nach innen von ihr liegt die Argentea interna. Am hinteren Umfange der knorpeligen Kapsel (*k*) treten aus dem Ganglion (*go*) kommende Nervenbündel durch mehrfache Oeffnungen des Knorpels zur Netzhaut, welche nach innen von der Knorpelkapsel sich bis nahe an den Rand eines die Linse tragenden Organes fortsetzt. Die Retina besteht im Wesentlichen aus denselben Schichten wie bei den Gasteropoden, einer inneren (*Ri*), den percipirenden Apparat enthaltenden, von einer äusseren (*Re*) durch eine Pigmentlage (*P*) geschieden. Von der Muskelfaserschichte aus setzt sich eine Bindegewebslamelle nach innen zur Linse (*L*) fort, und scheidet diese vollständig in zwei Theile, einen vorderen kleineren und einen hinteren grösseren, welche beide zusammen einen ovalen Körper bilden, dessen Längsaxe der Augenaxe entspricht. Sowohl auf der vorderen als auf der hinteren Fläche jener Bindegewebslamelle lagern epitheliale Verdickungen, die zusammen ein am Rande der Linse in letztere umbiegendes Lamellensystem vorstellen, den »Ciliarkörper« (*ci*) (Corpus epitheliale). Der Raum hinter der Linse wird von einer Flüssigkeit ausgefüllt.

HENSEN, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV.

Hörorgane.

§ 274.

Die als Hörorgane zu deutenden Gebilde erscheinen von den schon bei Würmern getroffenen Bläschen, Otocysten, ableitbar. Sie umschliessen Otolithen, und zeigen an ihrer Innenwand Endapparate von Nerven, die aus epithelialen Modificationen bestehen. Diese Epithelien gehen aus dem Ectoderm hervor, denn die Otocyste nimmt ihre Anlage vom Ectoderm, wie bis jetzt bei Gasteropoden beobachtet wurde. Damit stimmen auch die für die Cephalopoden bekannten Thatsachen überein.

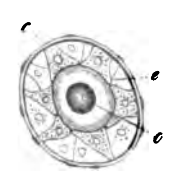


Fig. 189. Hörorgan von Cyclas. *c* Gehörkapsel. *e* Wimpertragende Epithelzellen. *o* Otolith. (Nach LEYDIG.)

Allgemein wird der Hörnerv vom Cerebralganglion entsendet. In der primitivsten Form ist das Hörbläschen diesem angelagert, so dass erst bei einer Entfernung vom Cerebralganglion ein Acusticus unterscheidbar wird. Die Lagebeziehung der Otocyste ändert sich bei vielen, indem letztere zum Pedalganglion herabrückt, wobei dann der Acusticus stets zum Cerebralganglion, zuweilen

durch die Cerebropedalcommissur verfolgbar ist. Zuweilen steht diese Lageveränderung mit einem Herabrücken der Cerebralganglien selbst in Zusammenhang.

Die Lamellibranchiaten und Scaphopoden besitzen die Hörbläschen dem Fussganglion angelagert, dicht, oder etwas entfernter (Najades) oder sogar weiter in den Fuss hinabgerückt (Cythera). Bei den Gasteropoden ist die Lage der Otocysten sehr verschieden, doch waltet der primäre Zustand, der Zusammenhang mit den Cerebralganglien, vor, und bei Heteropoden und vielen Opisthobranchiaten bleibt die Lage jenen Ganglien benachbart.

Die Otolithen sind entweder zahlreich, aus kleinen krystallinischen Gebilden bestehend, bilden eine Otoconie, oder es besteht nur ein einziger, sphärischer Otolith, der seine Entstehung von einer Zelle aus der Anlage der Wandung der Gehörblase nimmt, und ein concentrisch geschichtetes Concrement vorstellt. Otoconie besitzen Dentalium, die niederen Formen der Lamellibranchiaten und der Gasteropoden, sowie alle Pteropoden. In den Larvenzuständen dieser Mollusken tritt jedoch bald die Otoconie, bald aber auch der sphärische Otolith auf, der dann, wie es scheint, wieder verschwindet. Wo dagegen der ausgebildete Zustand durch den Otolithenbesitz sich auszeichnete, ist der Otolith schon in der Larve vorhanden, und hat niemals die Otoconie zum Vorläufer.

Bezüglich des Baues der Endapparate in der Otocyste liegen bis jetzt nur vereinzelte Angaben vor. Von diesen ist die belangreichste, dass ein Theil des cilientragenden Epithels durch Zellen mit feinen stäbchenförmigen Fortsätzen repräsentirt ist, welche als Hörstäbchen zu deuten sind. Sie bilden das acustische Organ, und stehen mit dem Nerven in Zusammenhang, indess die in Büschel gruppirten, Cilien tragenden Zellen eine auf den Otolithen wirkende Accommodationseinrichtung vorstellen.

Die Entstehung der Otocyste aus dem Ectoderm ist bei den Cephalopoden noch im ausgebildeten Zustande nachweisbar, indem bei vielen ein feiner Canal aus den Gehörbläschen an die Körperoberfläche führt. Bei Nautilus liegen die Otocysten dem Kopfknorpel an; bei den Dibranchiaten sind sie vom Knorpel umschlossen. Damit ist ein häutiges und ein knorpeliges Labyrinth unterscheidbar, analog den betreffenden Theilen der Vertebraten.

Die Form der Hörbläschen ist einfacher bei den Octopoden, durch Ausbuchtungen und Vorsprünge bei den Decapoden complicirter. Zugleich ist die Verbindung mit dem Knorpel inniger, während das Hörbläschen der Octopoden ziemlich lose in seiner Höhle liegt. Der in einer wässerigen Flüssigkeit befindliche Otolith ist verschieden gestaltet, bald flach, bald rundlich, und kann in kleinere, nadelförmige Stücke zerfällt werden. Die Endigungen der Hörnerven unterscheidet man an einer Verdickungsstelle des Epithels als »Hörplatte«, an der die Zellen haarförmige Fortsätze (Hörhaare) aussenden (Sepia), und dann als eine meist gebogen verlaufend »Hörleiste«, die ebenfalls modificirtes Epithel trägt.

Lacaze-Duthiers, Otocystes des Mollusques. Arch. de Zoologie. I. S. 97. — Ranke, J., Das Gehörorgan etc. bei Pterotrachea. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXV. Suppl. — v. Jhering, Die Gehörwerkzeuge der Mollusken. Erlangen 1876. — Simroth, Ueber die Sinnesorgane unserer einheim. Weichthiere. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXVI.

Darmcanal.

§ 275.

Die bei allen Mollusken vollzogene Sonderung der Leibeswand von der Wandung des Darmcanals lässt den letzteren in eine Leibeshöhle gebettet erscheinen. Er liegt daselbst in Windungen oder bildet Schlingen, da er immer länger als die Leibeshöhle ist; zugleich bietet er bezüglich seiner analen Mündung bemerkenswerthe Verhältnisse. Der Darmcanal durchzieht nämlich nur bei den Placophoren und Lamellibranchiaten den Körper, so dass das aborale Körperende zugleich das anale ist. Bei den Scaphopoden, Gasteropoden, Pteropoden und Cephalopoden bildet er stets eine Schlinge oder Windung, indem sein Ende vom aboralen Körperende entfernt liegt. Wenn wir annehmen, dass eine symmetrische Anordnung und damit die aborale Lage des Afters auch für den Darm das ursprüngliche Verhalten bietet, so dass also jene Lageverschiedenheit der Analöffnung eine nach und nach erworbene ist, so muss dieses Verhalten in einer sehr weit zurückliegenden Periode sich getroffen haben, da es auch ontogenetisch nicht mehr besteht. Das Causalmoment dieser Lageveränderung muss in der allgemein verbreiteten Gehäusebildung gesucht werden. Die Entfaltung des dorsalen Mantels mit der Schale und die bei den Meisten asymmetrische Ausbildung beider macht jenen Einfluss verständlich. Dabei sind zwei Verhältnisse auseinander zu halten. Erstlich wird durch die dorsale Entfaltung eines von der Schale geschützten Körpertheiles dem sich verlängernden Darmcanal hier Raum zu seiner Lagerung geboten, die sich einfacher oder complicirter in Schlingen oder in Windungen darstellt. Dadurch ist also zunächst nur die Ablenkung von einem geraden Verlaufe gegeben. Zweitens wird von der Ausbildung einer Kiemenhöhle, deren Entstehung wieder an Mantel und Schale anknüpft, auch die Lage des Darms beherrscht. Ist die Kiemenhöhle hinten ausgebildet, wie bei thecosomen Pteropoden und den Cephalopoden (Fig. 190), so ist die Afteröffnung relativ am wenigsten bezüglich ihrer Lage modificirt. Sie kann sogar mehr oder minder in der Medianlinie sich finden. Ist die Kiemenhöhle nach vorn

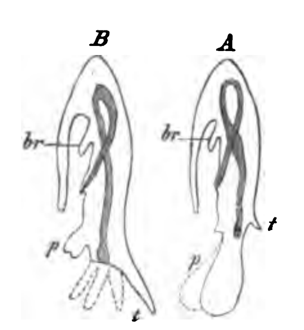


Fig. 190. Schematische Darstellung des Verhaltens des Darmcanals *A* bei Pteropoden und *B* bei Cephalopoden. *p* Fuss. *t* Arme oder Tentakel. *br* Kiemen.

gelagert, unter asymmetrischer Gestaltung, wie bei der Mehrzahl der beschalten Gasteropoden, so tritt die Afteröffnung gegen diese hin, denn hier findet die Function des Afters am wenigsten ein Hinderniss.

Die Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte schliesst sich an die bei Würmern bestehenden Einrichtungen an.

Obschon die ontogenetische Forschung noch zu keinem völlig übereinstimmenden Resultate gelangte, so scheint doch die Entstehung des Mitteldarms aus dem Entoderm und jene des Vorderdarms aus dem Ectoderm die am meisten gesicherte. Mit der Bildung des Entoderms wird der Enddarm angelegt, der so mit dem Mitteldarm gleiche Genese besitzt.

§ 276.

Bezüglich des Verhaltens in den einzelnen Abtheilungen zeigen die Placophoren mehrfache Windungen des Darmrohrs, aber die Lage des Afters erhält sich aboral, da die vorhin angedeuteten Bedingungen für eine Lageveränderung fehlen.

Die Lamellibranchiaten schliessen sich gleichfalls an die niedersten Verhältnisse an. Der Mund — bei den Dimyariern zwischen Fuss- und vorderem Schliessmuskel gelegen — setzt sich fort in ein kurzes, als Speiseröhre fungirendes Darmstück, das in einen erweiterten Abschnitt, den Magen, übergeht. In diesen als Magen bezeichneten Mitteldarm-Abschnitt münden die Ausführgänge der Leber. Bei vielen Blattkiemern ist der Magen an seinem Pylorustheile durch eine blindsackartige, oft beträchtliche und durch eine Klappe verschliessbare Ausstülpung ausgezeichnet. In den Blindsackbildungen, oder, wo solche fehlen, im Darmcanale selbst, wird bei Vielen ein eigenthümliches Gebilde getroffen, welches unter dem Namen »Krystallstiel« bekannt und als eine von dem Darmepithelium gebildete Absonderung zu betrachten ist. Der bei weitem den grössten Abschnitt des gesammten Tractus bildende Enddarm tritt nach einfacher oder mehrfacher Windung gegen den Rücken des Thieres und ist in der Regel von gleichem Durchmesser, doch auch zuweilen in engere und weitere Strecken gesondert. Er wird von anderen Organen (Leber, Geschlechtsdrüsen) des Eingeweidesackes dicht umlagert, verläuft mit seinem Endstück unter dem Schlossrande der Schale zum Hintertheile des Körpers und durchbohrt auf diesem Wege bei einer grossen Anzahl von Blattkiemern Herzbeutel und Herz (Fig. 176. *i*), um dann hinter dem hinteren Schliessmuskel auf einem frei in die Mantelhöhle ragenden Vorsprunge am aboralen Körperende in den After überzugehen (Fig. 181 *r*). Diese Lage des Afters steht wieder in Zusammenhang mit dem Verhalten der Schale, welche sich zu den zwei lateralen Klappen gestaltet hat.

§ 277.

Mit Ausnahme der Lamellibranchiaten ist bei allen Mollusken am Vorderdarme ein Abschnitt zum sogenannten Schlundkopf oder der

Buccalmasse differenzirt, ein meist voluminöses Gebilde, dessen Structur mit der auf Ergreifen und Zerkleinerung der Nahrungsstoffe gerichteten Function in Einklang steht. Der die gesammte Einrichtung beherrschende Apparat besteht in einer von der unteren Wand sich erhebenden Cuticularmembran, auf der rückwärts gerichtete und in Querreihen angeordnete Zähnchen oder Häkchen sich erheben. Die Anordnung der Zähnchen (Fig. 191. *abcd*), ihre Form und ihre Zahlenverhältnisse sind ausserordentlich mannichfaltig und wechseln nicht allein nach den grösseren Abtheilungen, sondern auch nach den Ordnungen, Familien, bis auf die Arten herab, doch so, dass die Verwandtschaftsverhältnisse auch in der Bildung dieser Theile ausgesprochen sind; man hat sie deshalb auch für die Systematik verwerthet. In der Regel ist eine mediane Längsreihe (*a*) vorhanden, an welche seitlich symmetrische Zähnchen (*bcd*) sich anschliessen. Das aus der Summe dieser Häkchen gebildete Organ ist die Reibplatte, **Radula**. Es ragt bei manchen (Turbo, Patella), von der sackartig ausgedehnten, durch Ausstülpung der Schlundwand gebildeten Scheide umschlossen, weit in die Leibeshöhle und kann sogar die Länge des Körpers übertreffen. Auch in die Breite kann das Organ entfaltet sein und auf die laterale Wand des Schlundkopfes sich erstrecken. Bei Heteropoden zeigt es insofern eine höhere Bildungsstufe, als die äusseren der in Querreihen angeordneten Häkchen nicht allein von beträchtlicher Länge, sondern auch beweglich eingelenkt sind. Sie können so beim Hervorstrecken der Reibplatte sich aufrichten, um, beim Zurückziehen sich zangenartig zusammenschlagend, als Greiforgane zu wirken.

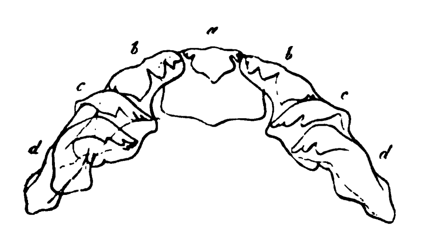


Fig. 191. Eine Reihe Zähnchen von der Reibplatte von **Litorina littorea**. *a* Mittlere, *bcd* seitliche Zähnchen. (Nach Gray.)

Zur Bewegung der Reibplatte dient eine besondere Muskulatur, die ebenso wie der Schlundkopfwand eingelagerte Knorpel (S. 361) zur voluminöseren Gestaltung dieses Organs (Fig. 200. *B*) beiträgt. Die Ausbildung der Radula steht somit mit der Entfaltung jener Buccalmasse in engem Zusammenhang. Mit Ausnahme der Lamellibranchiaten ist das Organ in allen Abtheilungen der Mollusken verbreitet, wenn auch bei einzelnen wenig entwickelt (thecosome Pteropoden). Selten fehlt die Radula und mit ihr der Schlundkopf ganz (Tethys). Relativ unansehnlich ist die Reibplatte bei den Cephalopoden (Fig. 192. *Cr*), bei welchen feste Kiefer den Eingang des Mundes auszeichnen. Es sind zwei starke, einem Papageischnabel ähnliche, mit scharfen Rändern versehene Stücke (Fig. 192. *C*), von denen das untere (*m'*) über das obere (*m*) hinweggreift. Beide Kiefer werden nur an ihrer Wurzel von den weichen Lippenrändern bedeckt (Fig. 179. *m. n*).

Auch unter den Gasteropoden kommen derbe Belege der Wandung des Mundes als Kieferbildungen vor. Ein oberes halbmondförmiges Stück an seinem freien Rande mit gezähnelten Leisten besetzt, findet sich bei Nephropneusten verbreitet. Zu einem solchen unpaaren Stücke kommen bei manchen Branchiopneusten noch laterale Stücke, welche horizontal gegeneinander wirken. Diese paarigen Kieferstücke treffen sich auch bei Prosobranchiaten, am bedeutendsten bei Opisthobranchiaten in Entfaltung.

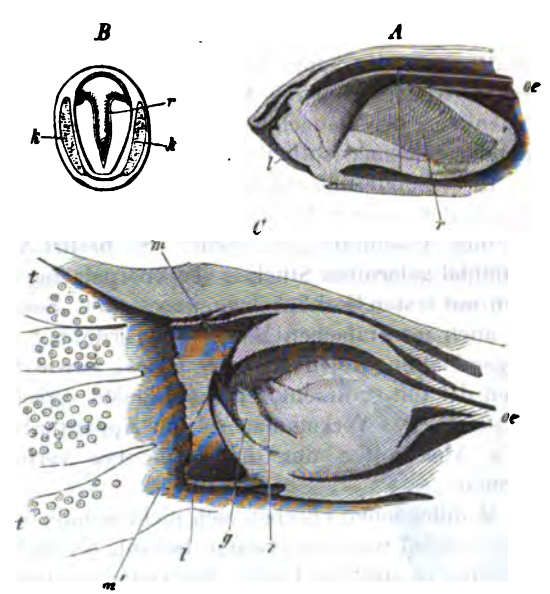


Fig. 192. *A* Schlundkopf eines Gasteropoden (Pleurobranchus); senkrechter Längsdurchschnitt. *B* Querschnitt von demselben an der in *A* durch eine senkrechte Linie angedeuteten Stelle. *oe* Oesophagus. *l* Lippe. *r* Reibplatte. *k* Knorpel. *C* Schlundkopf eines Cephalopoden (Loligo), senkrechter Längsschnitt. *t* Arme. *m* Oberes, *m'* unteres Kieferstück. *l* Lippe. *g* Zunge. *r* Reibplatte. *oe* Oesophagus.

Die Mundöffnung wird bei den Gasteropoden von den Lippen umgeben, die vor dem Eingange in den Schlundkopf zusammenschliessen. Diese Lippen bilden Duplicaturen des Integumentes, die mit dem Schlundkopf sich einziehen oder vorstülpen können. Bei einem Theile der Prosobranchiaten ist dieses Verhalten dahin ausgebildet, dass jene sonst die Lippen darstellende Duplicatur eine mehr oder minder lange Scheide bildet, in welcher ein den Schlundkopf bergender Rüssel sich bewegt. Beim Hervorstrecken dieses Rüssels wird die innere Wand der ihn umschliessenden Scheide allmählich umgestülpt (Dolium, Cassis, Conus, Voluta, Buccinum, Harpa, Murex etc.). So erhält dieser vorderste Theil des Tractus intestinalis eine besondere Ausbildung.

§ 278.

Aus dem Schlundkopf erstreckt sich bei den Gasteropoden der Vorderdarm als Speiseröhre nach hinten, und bildet darauf einen weiteren Abschnitt, den Magen, von welchem der Mitteldarm, häufig in Form einer einfachen Schlinge den Eingeweidesack durchsetzend, zu dem wenig scharf abgesetzten Endstücke verläuft.

Als Modificationen bestehen Erweiterungen einzelner Abschnitte der Speiseröhre und führen zur Bildung eines besonderen als Kropf fungirenden Stückes. Dieser ist entweder ein spindelförmiger Abschnitt, den viele Prosobranchiaten besitzen (sehr lang bei den Heteropoden), oder er erscheint als einseitige Ausbuchtung, die sich zu einem blindsackartigen Anhang ausbilden kann (Lymnaeus, Planorbis, Buccinum). Auch magenartige Erweiterungen des Vorderdarmes kommen vor, durch Einschnürungen von den benachbarten Strecken gesondert. Sie bilden hintereinander gelegene Abtheilungen.

Diese Sonderung entspricht sehr deutlich einer Theilung der Leistung, wie aus der verschiedenartigen Beschaffenheit der Cuticularbildungen der einzelnen Abschnitte hervorgeht. So besitzt Aplysia einen Abschnitt mit pyramidal geformten Stücken von knorpelartiger Härte besetzt, einen anderen mit festen Hornhäkchen ausgestattet. Solche Hakenbildungen finden sich auch im einfachen Magen von Tritonia, ein breiter Gürtel scharfeckiger Platten in jenem von Scyllaea, sowie feste Reibplatten auch im Magen der mit rudimentären Mundtheilen versehenen Pteropoden vorhanden sind. Das Vorkommen solcher Apparate beweist, dass den bezüglichen Abschnitten nur die Verdauung vorbereitende Functionen zukommen.

Modificationen ergeben sich nicht minder an dem erweiterten Mitteldarm, sowohl was seine Gestalt betrifft, als auch hinsichtlich seiner Differenzirung in einzelne Theile. Bei vielen ist derselbe wenig ausgezeichnet. Bei andern kommt es zur Bildung eines Magenblindsackes, wobei Cardia und Pylorus einander sich nähern und dieses ist die häufigere Form. Durch Theilung kann der Magen in mehrere Abschnitte zerfallen. So wird häufig Cardial- und Pylorusabschnitt durch eine in den Magen vorspringende Längsfalte geschieden (Littorina).

Von Eigenthümlichkeiten des übrigen Darmrohrs ist eine dem Enddarm häufig zukommende Erweiterung anzuführen. Bedeutendere Modificationen erleidet der ganze Darm bei vielen Nudibranchiaten (Aeolidier), wo er in demselben Maasse Rückbildungen erfährt, als die Leber in seine Function übertritt und damit die bedeutende Verkürzung compensirt (siehe darüber unten S. 385).

Mit der Analöffnung mancher Gasteropoden sind Drüsen verbunden, die zuweilen ziemlich ansehnlich (Murex, Purpura) aber in ihrer Bedeutung noch nicht erkannt sind.

Die Lage des Afters ist in Zusammenhang mit der Gehäusebildung und der Entfaltung einer Mantelhöhle lateral oder dorsal. Beim Fehlen einer Schale und damit auch einer Mantelhöhle kann der After auf der Dorsalfläche, ja sogar in der Mittellinie derselben auftreten, wie bei einem Theile der Nudibranchiaten (Doris) (Fig. 200. *a*). Bei anderen erhält sich die durch das primitive Bestehen einer Schale erworbene laterale Lage des Afters (Aeolidia).

§ 279.

Bei den Cephalopoden geht aus dem Schlundkopf (Fig. 199. *ph*) eine enge Speiseröhre hervor, die nach ihrem Durchtritt durch den Kopfknorpel entweder gleichmässig zum Magen herabläuft (Loliginen), oder auf ihrem Wege noch mit einer oft ansehnlichen kropfartigen Erweiterung versehen ist (Nautilus, Octopoden). Ein Magen (Fig. 193. *v*) wird durch eine ovale oder rundliche, zuweilen (Nautilus, Octopus) mit starken Muskelwänden versehene Erweiterung vorgestellt. Auf jeder der beiden Seiten findet sich eine radiär angeordnete Muskelschichte, in deren Mitte eine sehnige, besonders bei Nautilus bemerkliche Platte angebracht ist.

Der neben der Cardia gelegene Pylorus führt in den mit einem Blinddarme versehenen Mitteldarm, der anfänglich auf seiner Innenfläche gleichfalls noch Längsfaltung zeigt. Er wendet sich meist in geradem Verlaufe (wenig gewunden ist er nur bei Nautilus und den Octopoden) nach vorne zu einem kurzen Enddarm (Fig. 193 *i*), der im Anfange des Trichters sich nach aussen öffnet. Um die Afteröffnung sind bei vielen Cephalopoden zwei bis drei Klappen oder doch klappenähnliche Vorsprünge, durch entwickelte Muskulatur ausgezeichnet, vorhanden.



Fig. 193. Verdauungsapparat von Loligo sagittata. *oe* Speiseröhre. *v* Der Magen, der Länge nach geöffnet. *x* Eine durch den Pylorus geführte Sonde. *c* Anfang des Blinddarms. *e e* Spiraliger Theil desselben. *i* Enddarm. *a* Tintenbeutel. *b* Einmündung desselben in das Rectum. (Nach Home.)

Die Coecalbildungen (Fig. 193. *c*) am Beginne des Mitteldarmes zeigen sowohl in ihrer äusseren Form, als auch in der Beschaffenheit der Innenfläche verschiedene Verhältnisse. Der Blinddarm ist entweder rundlich (Nautilus, Rossia, Loligopsis), oder in die Länge gedehnt und dann oft spiralig gewunden (Sepia, Octopus). Bei grösserer Länge kommen mehrere Spiralwindungen zu Stande (*e e*). Seine Innenfläche zeigt bald blätterartig angeordnete Vorsprünge (Nautilus), oder auch circuläre, der Spiralform folgende Faltenbildungen. Zwei der grössten Falten nehmen die Ausführgänge der Leber auf und sind gegen das Darmlumen zu beträchtlich ausgebildet, so dass sie einen klappenartigen Verschluss herstellen können. Bezüglich der Function dieses Blinddarmes ist wahrscheinlich, dass er eine secretorische Rolle spielt, wie er denn auch bei einigen (Loligo vulgaris) der Falten entbehrend in seinen Wandungen reichliche Drüsen birgt.

Anhangsorgane des Darmcanals.

1) Anhangsorgane des Vorderdarms.

§ 280.

Von den mit dem Darmcanal verbundenen Drüsenorganen sind Speicheldrüsen nur mit entwickeltem Schlundkopfe verbreitet, so dass ein Zusammenhang dieser Gebilde erkannt werden kann. Sie lagern bei den Gasteropoden stets an beiden Seiten des Vorderdarms und münden in den Schlundkopf aus. Sie erscheinen bald als kurze Blindschläuche (Pteropoden), die sogar in der Masse des Schlundkopfs verborgen sein können (manche Opisthobranchiaten). In weiterer Entwickelung verlängert sich der Ausführgang, so dass der secernirende Abschnitt weiter nach hinten zu liegen kommt, und da bald dem Oesophagus, bald auch dem Magen angelagert ist. Die Drüsen bilden dann rundliche, längliche, meist abgeplattete Schläuche (Prosobranchiaten, manche Pulmonaten), die sogar in einzelne Abschnitte zerfallen können, oder auch als ramificirte Organe erscheinen, wie die dem Magen aufliegenden Drüsen von Pleurobranchus. Nicht selten finden sich auch doppelte Paare, von denen entweder die Ausführgänge immer getrennt erscheinen, oder jene des hinteren Paares sich mit einander vereinigen. Auch bei nur einem vorhandenen Paare ist oft die Verschmelzung in eine einzige Masse zu beobachten, wobei die Duplicität durch die Ausführgänge bestimmt wird. Eine functionelle Differenzirung bieten die Speicheldrüsen mancher Prosobranchiaten (Dolium, Cassis, Cassidaria, Tritonium), bei denen ein Abschnitt in seinem Secrete freie Schwefelsäure erkennen liess. Aehnliche Sonderungen zeigen auch die Drüsen einiger Opisthobranchiaten (Pleurobranchus, Doris).

Unter den Cephalopoden besitzt Nautilus eine noch innerhalb des Schlundkopfes gelegene paarige Drüsenmasse. Diese Drüsen sind auch bei manchen Dibranchiaten (Octopus, Eledone) und anderen, als kurze, dicht hinter dem Pharynx liegende Organe vorhanden, aus denen ein die Pharynxwand durchbohrender Ausführgang hervorgeht (Fig. 199. *gls s*), der sich vor der Ausmündung mit dem der andern Seite vereinigt. Dazu kommen noch hintere, welche seitlich vom Oesophagus, hinter dessen Durchtritt durch den Kopfknorpel liegen. Sie sind entweder glatt oder gelappt und lassen ihre Ausführgänge in der Regel innerhalb des Kopfknorpels zu einem einzigen Gange sich vereinigen, der vor dem Zungenwulste in die Schlundhöhle einmündet (Fig. 199. *gls i*).

PANCERI, P., Gli organi e la secretione dell' acido solforico nei Gasteropodi. Atti della R. Accad. delle Sc. fisiche. Napoli. Vol. III.

2) Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 281.

Am Mitteldarm sind bei den Mollusken Anhangsgebilde in allgemeiner Verbreitung zu treffen; sie repräsentiren die »Leber« und sind Differen-

zirungen der Darmwand, aus der sie als Ausbuchtungen, durch Wucherungen des Entoderms eingeleitet, entstehen.

Als eine den Magen und einen grossen Theil des übrigen Darmes umgebende Drüse tritt die Leber der Lamellibranchiaten auf. Sie bildet zahlreiche, in grössere Lappen vereinigte Acini, die an verschiedenen Stellen, theils in den Magen, theils in den folgenden Darmabschnitt münden.

Aus einem Paare symmetrisch gelagerter, verzweigter Schläuche besteht sie bei den Placophoren.

Eine nicht minder ansehnlich entwickelte Drüse stellt sie bei den Gasteropoden vor. Bei den beschalten Gasteropoden nimmt sie den grössten Theil des im Gehäuse geborgenen Eingeweidesackes ein, immer aus mehreren grösseren Lappen zusammengesetzt und den Darm auf verschieden langen Strecken umlagernd. Die aus den Lappen hervortretenden Gallengänge münden bald getrennt, bald vereinigt in den Anfang des Mitteldarms, zuweilen auch in die als Magen erscheinende Erweiterung. Die Zahl der gesonderten Leberpartieen ist, wie ihre relative Grösse, sehr verschieden. Doch lässt sich im Allgemeinen bei Vermehrung des Lebervolums eine mehr einheitliche Bildung erkennen, indessen die einzelnen getrennten Lappen um so kleiner sind, je zahlreicher sie vorkommen.

Dieses Verhältniss der Vertheilung der Leber auf einen grösseren Abschnitt des Darmcanals führt bei einer Abtheilung der Opisthobranchiaten zu Veränderungen jenes Darmstückes. Indem die Ausführgänge der einzelnen Leberlappen sich erweitern, bilden sie Ausbuchtungen des Magens und es entsteht an der Innenfläche des letzteren bei einer grösseren Anzahl ausmündender Leberschläuche ein reticuläres Aussehen (Doris, Doridopsis). Durch diese aus der Genese der Leber leicht verständliche Umgestaltung erscheint der drüsige Theil der Leber wie ein Beleg jener unregelmässigen Ausbuchtungen.

Hieraus geht der oben (§ 278) berührte Zustand des Verdauungsapparates der Aeolidier u. a. hervor, und die Leber erscheint in Gestalt weiter, blind geendigter Anhänge, die von dem als Magen bezeichneten Mitteldarm (Fig. 194. *m*) entspringen. Die Verbindung ist entweder eine unmittelbare und die Anhänge münden direct in den Mitteldarm, oder sie ist mittelbar, wenn nämlich noch weite Ausbuchtungen des Mitteldarms vorkommen (Fig. 194), die übrigens gleichfalls aus Umbildungen eines Abschnittes der Leber hervorgegangen sein können. Diese Anhänge durchsetzen die Leibeshöhle und dringen beim Bestehen von Rückencirren in diese mit blinden Endigungen ein. Je nach der Anzahl der Anhänge bilden jene Fortsätze mehr oder minder reiche Verästelungen, welche sogar unter einander anastomosiren können. Wie die Zahl und die allgemeine Gestaltung der Darmanhänge wechselt, so sind auch ihre Dimensionen verschieden. Bald stellen sie sich nur wie Ausstülpungen des Darmes dar, und sind durch weite Oeffnungen mit letzterem in Communication, auch Speisemassen aufzunehmen im Stande; bald erscheinen

sie nur als enge Canäle, die an der Nahrungsaufnahme sich nicht direct betheiligen. Zwischen diesen Extremen finden sich Uebergangsformen. Für die Auffassung dieser Darmbildung erscheint ein nie fehlender drüsiger Beleg von grosser Wichtigkeit. Dadurch stellen sich die Verästelungen nicht blos als physiologische Aequivalente einer Leber heraus, sondern wir müssen sie auch als Modificationen der Leber selbst betrachten, die hier durch Erweiterung der Lumina ihrer Canäle sich an der Vergrösserung des Darmcanals betheiligt hat. Dasselbe Organ, welches bei den anderen Gasteropoden als Leber erscheint, tritt also bei den Aeolidiern in den Darm mit über, und behält nur an seinen Wandungen oder doch an einem Theile derselben seine ursprüngliche Bedeutung bei. Die Theilnahme aus dem Darme entstandener Räume an der Darmfunction erklärt die bedeutende Kürze des eigentlichen Darmrohrs. Auch in anderen Abtheilungen der Opisthobranchiaten erscheint die Leber in Form weiter Schläuche, z. B. bei Phyllirhoë, Limapontia etc. Dass in allen diesen Bildungen kein Anfangszustand der ersten Differenzirung einer Leber, sondern eine Art Rückbildung gefunden werden darf, geht daraus hervor, dass die Entwickelung der Aeolidier sie von schalentragenden Gasteropoden ableiten lässt.



Fig. 194. Darmcanal von Aeolidia papillosa. *ph* Schlundkopf. *m* Mitteldarm mit *h* den nicht bis zum Ende dargestellten Leberanhängen. *e* Enddarm. *an* After. (Nach ALDER und HANCOCK.)

Bei den Pteropoden ist die Leber in eine grosse Anzahl kleiner Blindschläuche aufgelöst. Solche sitzen bei Pneumodermon in verästelten Gruppen dicht beisammen und die weiten Mündungen ihrer Ausführgänge durchbohren fast siebförmig die Magenwand. Einfachere Acini besetzen einen Abschnitt des Darmes der übrigen Pteropoden und bilden eine dicht geschlossene Masse, durch welche der Darm hindurchtritt (Fig. 201. *h*).

Die Leber der Cephalopoden ist immer eine ansehnliche, meist compacte Drüse, die bei Nautilus aus vier locker verbundenen Lappen besteht. Jeder derselben entsendet einen Ausführgang. Bei den Dibranchiaten finden sich nur zwei Lappen, die entweder deutlich getrennt (Sepia), oder nur theilweise verbunden sind (Rossia). Eine engere Vereinigung beider Lappen besteht bei Sepiola und Argonauta, und bei den Loliginen und Octopoden stellen sie eine einzige vom Oesophagus durchsetzte Masse dar. In allen Fällen treten aus der Leber nur zwei Ausführgänge hervor, welche auf die beiden ursprünglichen Lappen hinweisen, und, ebenso wie bei Nautilus, stets in das Ende des Blinddarmes ausmünden.

Sowohl an der Mündungsstelle in den Blinddarm, als auch innerhalb der Leber selbst tragen die Ausführgänge noch einen Besatz besonderer Drüsenläppchen, deren Bau von den Acinis der Leber verschieden ist. Man hat diese bald nur an der einen, bald an der anderen der genannten Stellen vorkommenden Drüsen für eine Bauchspeicheldrüse erklärt, wobei man jedoch den Mangel jeglicher näheren Verwandtschaft mit dem gleichnamigen Organ der Wirbelthiere beachten muss. Auch bei Gasteropoden (Aplysia, Doris) hat man in der Nähe der Leber noch besondere Drüsen beobachtet.

3) Anhangsorgane des Enddarmes.

§ 282.

Als hieher zu zählende Gebilde finden sich mancherlei erst bei Gasteropoden vorkommende Drüsenorgane von unbekannter Bedeutung. Bei den Cephalopoden wird der unter den Dibranchiaten verbreitete Tintenbeutel hier angeschlossen werden können, der bei manchen mit dem Enddarm ausmündet (Loliginen) und daher vielleicht als ein vom Enddarme her entstandenes Gebilde sich herausstellt, wenn er auch bei anderen Cephalopoden seine Mündung neben oder hinter der Analöffnung trägt. Er stellt einen länglichen, mit contractilen, lamellös ins Innere vorspringenden Wänden versehenen Sack vor (Fig. 193 *a*), der die bekannte schwarze Flüssigkeit absondert.

Leibeshöhle.

§ 283.

Das Auftreten einer Leibeshöhle gehört zu den frühesten Sonderungsvorgängen des Molluskenkörpers. Werden schon durch die Windungen des in das Cölom gebetteten Darmcanals und die von seiner Wandung sich differenzirenden Anhangsorgane Complicirungen der Leibeshöhle hervorgerufen, so steigern sich diese mit dem Auftreten anderer Organe, vorzüglich des Geschlechtsapparates, so dass die Höhlung später in zahlreiche, weitere und engere Abschnitte zerlegt erscheint. In der Regel erstreckt sich die Leibeshöhle auch in die Fortsatzbildungen des Körpers, so in die Mantellamellen der Lamellibranchiaten, wie in den Gasteropodenmantel. Auch untergeordnetere Körperanhänge bieten häufig einen Zusammenhang mit der Leibeshöhle dar.

Allgemein erscheint der offene Zusammenhang des Gefässsystemes mit der Leibeshöhle, die somit einen Abschnitt der Blutbahn vorstellt. Dieses Verhalten tritt in verschiedenen Abstufungen auf, und je nach der Ausbildung des Gefässsystemes sind es weitere oder engere Räume, welche von der Leibeshöhle gebildet werden. Bei dem Zusammenhange der weiteren Räume der Leibeshöhle mit dem Gefässsysteme

erscheinen diese Strecken der Blutbahn als Lacunen; bei fortgesetzter Theilung dieser Räume, sei es durch eingelagerte Organe; oder durch die Wandungen verbindende Gewebszüge, gehen sie in enge oft gefässartige Canäle über, welche oftmals eine regelmässige Anordnung aufweisen. Bei Lamellibranchiaten und Gasteropoden finden sich hiefür vielfach abgestufte Beispiele; indess bei den Cephalopoden das sehr vollkommene Blutgefässsystem rein lacunäre Räume grösstentheils auf den Eingeweidesack beschränkt bestehen lässt. Durch die Excretionsorgane (§ 289) communicirt die Leibeshöhle wie bei vielen Würmern mit dem umgebenden Medium. Daraus entspringt eine Aufnahme von Wasser mit Zumischung desselben zum Blute. Ausser den durch die Excretionsorgane vermittelten Verbindungen nach aussen, bestehen noch besondere directe Communicationen durch Oeffnungen am Fusse bei Lamellibranchiaten und Gasteropoden, wodurch der Auslass von Leibeshöhlenflüssigkeit besorgt wird. Solches ist sowohl bei Lamellibranchiaten (Mactra, Cardium, Solen) wie Gasteropoden (Pyrula) mit Sicherheit nachgewiesen. Jene Flüssigkeit empfängt eine besondere Bedeutung für die Locomotion, indem das Thier durch Wassereinlass seinen Körper zu schwellen im Stande ist. Zurückgezogene Theile vermögen dadurch hervorgestreckt, schlaffe in den Zustand der Erection gesetzt zu werden, und die gesammte Muskulatur der Leibeswand, vorzüglich jene des Fusses, vermag in grössere Wirksamkeit zu treten. Die Hervorstreckbarkeit gewisser in die Schale zurückgezogener Theile, besonders des Fusses, beruht auf diesen Beziehungen, die für Lamellibranchiaten und Gasteropoden, auch bei Pteropoden genauer gekannt sind, indess die Einfuhr von Wasser in die Blutbahnen bei den Cephalopoden noch nicht völlig sicher ist.

Gefässsystem.

§ 284.

Das Gefässsystem der Mollusken bietet, mit Ausnahme der Scaphopoden, in allen wesentlichen Punkten eine übereinstimmende Anordnung dar. Diese besteht erstlich in dem Vorkommen eines dorsalen Längsstammes, an dem ein Abschnitt zu einem Centralorgan (Herzkammer) ausgebildet ist. Zweitens stehen mit dem Längsstamme Quergefässe in Verbindung, welche bei dem Vorkommen lateraler Kiemen von diesen das Blut zum Herzen führen und gleichfalls zu Organen der Blutbewegung differenzirt sind, indem sie zur Herzkammer sich als Vorhöfe verhalten. In dieser dorsalen Entfaltung der Haupttheile des Circulationssystems ist eine Uebereinstimmung mit dem Gefässapparate der Würmer zu sehen (vergl. S. 179).

Die symmetrische Anordnung der Vorkammern bei einander sonst sehr ferne stehenden Abtheilungen lehrt darin eine tiefer begründete

Eigenthümlichkeit kennen, und durch das Bestehen von zwei Paaren hinter einander in die Kammer mündender Vorkammern bei den tetrabranchiaten Cephalopoden gibt sich sogar eine Metamerenbildung des Gefässapparates zu erkennen, wie sie bei den gegliederten Würmern durch die mehrfachen Querstämme ausgedrückt wird. Diese Gefässe besitzen hier noch soviel ihrer ursprünglichen Natur, dass man sie nicht als Vorhöfe des Herzens, sondern als Kiemenvenen bezeichnet hat.

Aus der Homologie der zwei Vorhofpaare mit zwei Querstämmen eines Dorsalgefässes (Fig. 195 *A* und *B*) ergibt sich ein primitiver Zu-

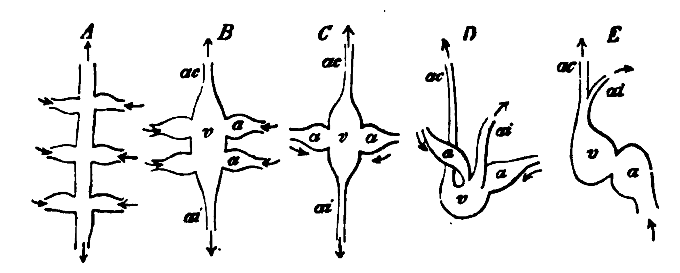


Fig. 195. Schematische Darstellung zur Vergleichung der Circulationscentren bei den Mollusken. *A* Theil des Dorsalgefässstammes und der Querstämme eines Wurmes. *B* Herz und Vorhöfe von Nautilus, *C* eines Lamellibranchiaten oder Loliginen, *D* eines Octopus. *E* Herz und Vorhof eines Gasteropoden. *v* Herzkammer. *a* Vorkammer. *ac* Arteria cephalica. *ai* Arteria abdominalis. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstroms.

stand, der, die Nautiliden charakterisirend, auch mit den palaeontologischen Beziehungen derselben zu den übrigen lebenden Cephalopoden im Einklang steht. Das Vorkommen nur eines Vorhofspaares erscheint dagegen als Rückbildung (Placophoren, dibranchiate Cephalopoden, Lamellibranchiaten und manche Gasteropoden), welche der Reduction der Kiemen entspricht. So finden wir also den Schlüssel zum Verständniss der Kammer- und Vorhofsbildungen bei den Mollusken, durch die Vergleichung mit einem indifferenteren Apparate. Wie ein Abschnitt des Dorsalgefässes zur Herzkammer umgewandelt ist, so bilden die davon ausgehenden Fortsetzungen Arterienstämme, die man da, wo sie ihren ursprünglichen Verlauf behalten haben, als vordere und hintere Aorta (Aorta cephalica und Aorta intestinalis oder abdominalis) unterscheidet (*B C*). Eine wichtige Lagerungsveränderung erscheint bei einem Theile der Cephalopoden, den Octopoden (*D*), wo der Stamm des Dorsalgefässes eine schlingenartige Krümmung vollführt hat, so dass beide arterielle Abschnitte (*ac* und *ai*) noch eine Strecke weit in Einer Richtung verlaufen. Dadurch nähern sich ihre Ursprungsstellen aus der Kammer. Aus einem ähnlichen Verhalten ist der Circulationsapparat jener Gasteropoden ableitbar, bei denen der Ursprung eines einzigen Arterienstammes aus der Herzkammer charakteristisch ist (*E*). Dieser Eine Arterienstamm theilt sich in zwei in ihrem Verbreitungsbezirke genau den beiden Arterien-

stämmen entsprechende Aeste (*ac* und *ai*), die bei den Cephalopoden und Lamellibranchiaten aus den beiden Enden der Kammer hervorgehen. Erstere dürften somit aus den beiden ursprünglich in der Richtung Einer Axe gelagerten Arterienstämmen entstanden zu betrachten sein. Die schliessliche Reduction der Vorhöfe auf Einen leitet sich gleichfalls von einer Rückbildung der Kiemen ab, und verbindet sich mit der Vereinigung des vorderen und hinteren Arterienstammes.

Kammer und Vorkammer erscheinen somit aus differenten Abschnitten eines primitiven Gefässapparates hervorgegangen, der eine metamere Einrichtung erkennen und im Zusammenhalte mit den Resten der Metamerie des Nervensystems (S. 363) für den Molluskenstamm gegliederte Organismen als Vorfahren voraussetzen lässt.

§ 285.

Das Herz der Placophoren und Lamellibranchiaten (Fig. 196 *v*) liegt in der Medianlinie des Körpers dicht unter dem Rücken von einem Pericardium umhüllt und von zwei seitlichen Vorhöfen (*a*) Blut empfangend, während vorne und hinten die oben erwähnten arteriellen Gefässstämme aus ihm entspringen. Bei den Placophoren ist die Lage des Herzens ziemlich weit hinten, so dass der vordere Arterienstamm von bedeutender Länge ist. Bei den meisten Muschelthieren spaltet sich das Herz in zwei den Enddarm (*i*) umfassende Schenkel, die nach ihrer Vereinigung die vordere Körperarterie (Aorta) hervorgehen lassen. Dieses Durchbohrtsein vom Enddarm steigert sich bei Arca zu einer Duplicität der Herzkammer, indem diese durch zwei vollständig von einander getrennte Kammern, jede mit einem Vorhofe versehen, dargestellt wird. Jede Kammer entsendet eine Aorta, die sich vor einer ferneren Verzweigung mit der anderseitigen vereinigt, so dass also dennoch ein einfacher Arterien-Hauptstamm entsteht. Dasselbe gilt auch von dem hinteren Arterienstamme.

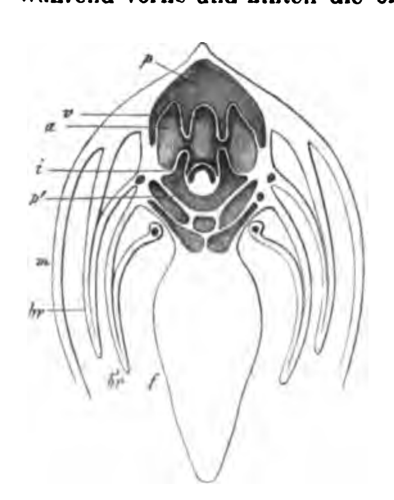


Fig. 196. Senkrechter Querschnitt einer Anodonta. *v* Herzkammer. *a* Vorhöfe. *p p'* Pericardialhöhle. *i* Enddarm. *m* Mantel. *br br'* Kiemen. *f* Fuss.

Von den beiden Arterienstämmen verläuft der vordere bis in die Gegend des Mundes, um hier unter Verzweigungen sich in weite Bluträume zu öffnen. Auch der hintere Arterienstamm, dessen Längenentwickelung von der Ausbildung der hinteren, die Siphonen darstellenden Manteltheile abhängig ist, geht schliesslich in Bluträume oder Lacunen über.

Solche wesentlich von Bindegewebe abgegrenzte Räume verzweigen sich nicht allein im Mantel, sondern finden sich auch zwischen den Eingeweiden. Je nach ihrer Weite sind grössere oder kleinere Blutbehälter unterscheidbar, welche sowohl ein Capillar-, als ein Venensystem vertreten. In regelmässigem Vorkommen bestehen grössere Sinusse an der Kiemenbasis, und ein mittlerer unpaarer, die Venenräume des Fusses sammelnder, erstreckt sich der Länge nach zwischen den beiden Schliessmuskeln. Alle diese Bluträume stehen unter sich in Zusammenhang und bilden ein in den verschiedenen Theilen verschieden weites Maschenwerk. Die beiden seitlichen Räume communiciren auch noch mit dem Bojanus'schen Organe (§ 290).

Verfolgt man die übrigens in manchen Punkten noch nicht sicher gestellte Bahn, welche das aus den Arterien peripherisch vertheilte Blut zurücklegt, so trifft man einen Theil davon auf dem Wege zum Mantel, einen andern Theil zu dem Eingeweidesack. Von da strömt es theils in die Kiemensinusse und von hier aus entweder direct in die Kiemen, oder erst auf Umwegen durch die Bojanus'sche Drüse zu den Athmungsorganen. Letzteren Weg passirt die Hauptmasse des Blutes. Da aber zwischen den Blutbehältern an der Kiemenbasis und den Vorhöfen des Herzens auch noch eine directe Communication besteht, so wird ein, wenn auch kleiner Theil des Blutes, ohne in die Kiemen gelangt zu sein, zum Herzen zurückkehren. Hierzu kommt noch das Blut aus dem Mantel, welches gleichfalls direct in die Vorhöfe eintritt, jedoch wegen der respiratorischen Function der Mantellamellen nicht absolut als Venenblut betrachtet werden kann. Da in die Vorhöfe auch alles aus den Kiemen kommende Blut aufgenommen wird, so gelangt die ganze Blutmasse auf verschiedenen Wegen schliesslich wieder zur Herzkammer.

Bemerkenswerth ist das Verhältniss des Kreislaufs zu den Bojanus-schen Drüsen. Diese Absonderungsorgane sind dem in die Kiemen tretenden, somit venösen Blute in den Weg gelegt, so dass durch sie eine Art Pfortaderkreislauf sich einleitet.

§ 286.

Bei den Gasteropoden besitzt das gleichfalls von einem Pericardium umschlossene Herz bei manchen noch zwei seitliche Vorkammern (Haliotis, Fissurella, Nerita). Auch bei Trochus bestehen diese noch, die linke befindet sich aber im Zustande der Reduction, und bei den übrigen Gasteropoden ist, wie auch bei den Pteropoden, nur Eine Vorkammer vorhanden (Fig. 197 *v*). Die Rückenlage des Herzens ist durch die asymmetrische Entfaltung des Eingeweidesackes modificirt; immer findet es sich den Athmungsorganen benachbart, gegen welche die dünnwandige Vorkammer gerichtet ist. Sie findet sich also bei den Prosobranchiaten nach vorne, bei den Opisthobranchiaten nach hinten gekehrt. Die bei Lamellibranchiaten bestehende Beziehung zum Enddarme trifft sich bei manchen

Prosobranchiaten wieder (Turbo, Nerita, Neritina), und geht sogar in eine Theilung der Kammer über (Haliotis, Fissurella, Emarginula).

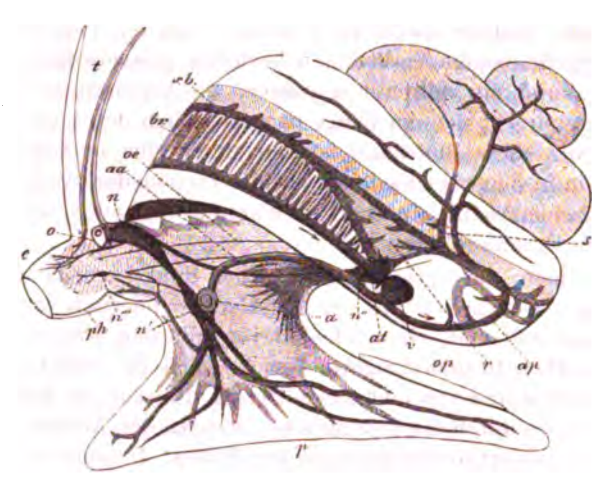


Fig. 197. Organisation von Paludina vipipara. *c* Kopf. *t* Tentakeln. *p* Fuss. *op* Operculum. *o* Auge. *a* Hörorgan. *n* Cerebralganglion. *n'* Pedalganglion. *n''* Kiemenganglion. *n'''* Buccalganglion. (Die Commissur vom Cerebralganglion ist nicht dargestellt.) *ph* Pharynx. *oe* Speiseröhre. *br* Kiemen. *r* Niere. *s* Venöser Sinus. *sv* Venöser Sinus an der Kiemenbasis. *f* Kiemenarterie. *at* Vorhof des Herzens. *v* Herzkammer. *ap* Hintere Arterie (Eingeweidearterie). *aa* Vordere Arterie. (Nach LEYDIG.)

Von der Kammer entspringt eine Körperarterie, die eine rückwärts verlaufende Eingeweidearterie (*ap*) abgibt, während der Stamm als Aorta cephalica (*aa*) sich fortsetzt. Diese verläuft gerade zum Vordertheile des Körpers und sendet meist einen starken Ast zum Fusse, der zuweilen als Fortsetzung des Hauptstammes erscheint. Ausserdem gibt sie auf ihrem Wege häufig noch Aeste zum Magen, zu den Speicheldrüsen u. s. w. und endet entweder einfach oder unter wiederholten Verzweigungen in der Nähe des Pharynx. Einen grössern Verbreitungsbezirk hat sie bei den Pteropoden, bei welchen der Fussast als die Fortsetzung des Hauptstammes erscheint, und im Kopfe in zwei grosse, in reichlicher Verzweigung in die Flosse eintretende Endäste sich spaltet. Die der hinteren Arterie der Lamellibranchiaten entsprechende Eingeweidearterie zeigt bei den Pteropoden und niederen Gastropoden nur geringe Verästelungen. Sie löst sich, wie die Kopfarterie, in grössere Bluträume auf. Sehr entwickelt und vielfach verzweigt erscheint sie bei den meisten Prosobranchiaten (*ap*), auch bei manchen Tectibranchiaten besteht sie (Pleurobranchus), bei anderen dagegen wird sie durch mehrere kleinere Arterien vertreten (Aplysia). Zweige des Hauptstamms repräsentiren die Eingeweidearterie bei Nudibranchiaten (Doris).

Die rückführenden Wege sind nach der Zahl, Form und Lagerung der Athmungsorgane verschieden. Bei manchen Nudibranchiaten sammelt sich das Blut aus der Körperhöhle in der Nähe des Vorhofs. Bei anderen, mit

distincten Athmungsorganen versehenen, bestehen bestimmte Canäle oder sogar mit besonderen Wandungen versehene Gefässe, welche das Blut aus den venösen Bahnen zu den Athmungsorganen hinführen. Von diesen tritt es im einfachsten Falle, ohne Dazwischentreten von Kiemenvenen, zum Vorhofe über. Dies ist auch bei den meisten Pteropoden der Fall. Bei reicherer Entwickelung der Kiemen sammelt sich das rückkehrende Blut in besondere Venenstämme, welche einzeln oder vereinigt in den Vorhof münden. Die Anordnung dieser Kiemenvenen ist immer der Ausdehnung wie der Lage der Kiemen angepasst. Bei vielen Nudibranchiaten (Aeolidia, Scyllaea, Tritonia), gehen von den Kiemen wirkliche Gefässe ab, welche sich zu grösseren Stämmen vereinigen und einen medianen oder zwei seitliche Kiemenvenenstämme herstellen, die sich mit dem Vorhofe des Herzens verbinden. Bei Vertheilung der Kiemen über eine grössere Körperoberfläche ist dies rückführende Kiemengefässsystem ausgebildet, bei Beschränkung der Kiemen dagegen reducirt (Doris, Polycera). Ersteres Verhalten ergibt sich z. B. bei Tritonia (Fig. 198), bei der zwei laterale Kiemenvenenstämme (*ss*) durch einen Querstamm zum Herzen führen. Der Quercanal bildet eine Art von doppeltem Vorhof (*a*), der jedoch nur mit Einem Ostium in die Kammer (*v*) mündet.

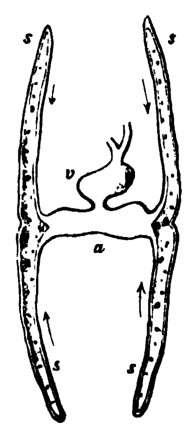


Fig. 198. Ein Theil der Circulationsorgane von Tritonia. *s* Venensinusse, geöffnet. Die Wand ist von Mündungen der Kiemenvenen durchsetzt. *v* Herzkammer.

Die Wege, auf welchen das Blut zu den Kiemen gelangt, sind immer auf einem grösseren oder kleineren Abschnitt lacunär. Bei manchen Opisthobranchiaten sammelt es sich aus der Leibeshöhle in Canäle, die im Integumente verlaufen, von wo es in die Kiemen vertheilt wird. Dahin gelangt jedoch nicht alles Blut, ein Theil wird, nachdem er in der Haut sich vertheilte, zum Herzen zurückgeführt.

Bei Helix und Limax sind die in die Athemhöhlenwand tretenden Bluträume, also schon das zu den Athmungsorganen führende Canalsystem, gefässartig ausgebildet. Sie lösen sich hier in ein reiches Netz auf, aus welchem mehrere grössere, bestimmter abgegrenzte Stämme hervorkommen und sich zu einer in den Vorhof tretenden »Lungenvene« vereinigen. Man kann sich das Netz der Lungengefässe auch als einen grossen, in der Lungenwand ausgedehnten Blutsinus vorstellen, der von Stelle zu Stelle von Substanzinseln unterbrochen wird.

§ 287.

Der Herz der Cephalopoden liegt im Grunde des Eingeweidesackes, durch eine rundliche oder quer-ovale Kammer gebildet (Fig. 195. *B. C*, Fig. 199. *c*), welche ebenso viele Kiemenvenen aufnimmt, als Kiemen

vorhanden sind. Bei Nautilus münden demnach vier, bei den übrigen Cephalopoden zwei Kiemenvenen in die Herzkammer. Vor der Einmündung zeigen die Kiemenvenen zumeist eine beträchtliche Erweiterung (Fig. 199. *v. br*), die der Vorkammer der Gastropoden und Lamellibranchiaten homolog ist. Vom Herzen entspringen regelmässig zwei Arterienstämme: ein stärkerer, der gerade nach vorne verläuft, Arteria cephalica (Fig. 199. *a*), und entfernter davon ein meist nach hinten gerichteter kleinerer Stamm, Arteria abdominalis (*a'*). Aus dieser allgemeinen Anordnung geht die Uebereinstimmung mit den beiden anderen Classen klar hervor und es besteht namentlich zu jenen Mollusken ein engerer Anschluss, welche durch die Duplicität der Vorkammern sich auszeichnen.

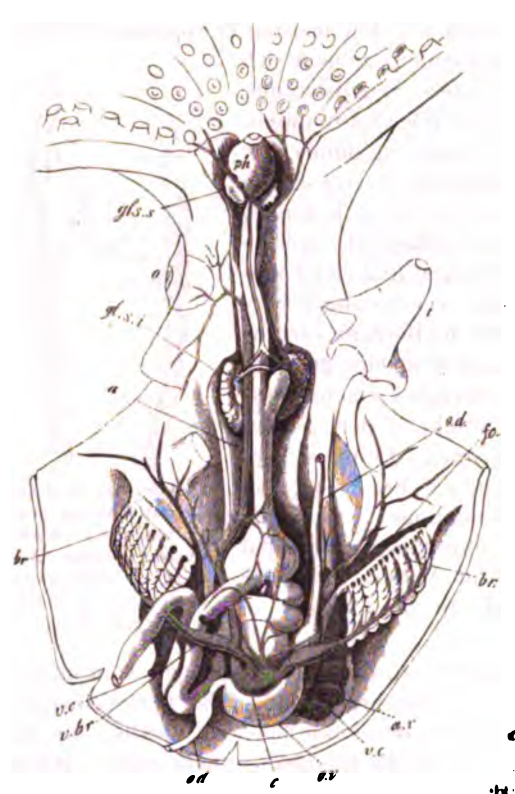


Fig. 190. Anatomie von Octopus. Mantelhöhle und Eingeweidesack von der Bauchseite geöffnet. *ph* Schlundkopf. *gls. s* Obere Speicheldrüsen. *gl s i* Untere Speicheldrüsen. *o* Auge. *i* Trichter. *br* Kiemen. *ov* Ovarium. *od* Eileiter. *c* Herz. *v. br* Kiemenvenen. *a* Arteria cephalica. *vc* Hohlvenen. *a v* Venenanhänge. (Nach Milne-Edwards.)

Die Arteria cephalica gibt vor Allem starke Zweige an den Mantel, einige auch an den Tractus intestinalis, sowie an den Trichter; im Kopfe angekommen, entsendet sie die Augenarterien, versorgt die Mundtheile und spaltet sich nach der Anzahl der Arme in grössere Aeste. Bei einigen Cephalopoden gehen die Armarterien aus einem um den Anfangstheil der Speiseröhre gebildeten Ringgefässe hervor. Die Arteria abdominalis bietet grössere Verschiedenheiten; während sie bei den Sepien (Fig. 202. *a'*) und Loliginen der Arteria cephalica gegenüber entspringt, und damit ganz ähnliche Beziehungen besitzt wie die Eingeweidearterie der Lamellibranchiaten, tritt sie bei den Octopoden neben der Aorta vom vordern Umfange des Herzens hervor (Fig. 199), und vertheilt sich sehr bald in mehrere Aeste für das Darmrohr und die Geschlechtswerkzeuge. Bei den Loliginen dagegen gibt sie noch zwei Aeste

für die Flossen ab, an welchen bei Ommastrephes noch eine besondere Erweiterung (vielleicht ein Hilfsorgan des Kreislaufs) beobachtet wurde.

Der Uebergang der letzten Arterienverzweigungen in Venen wird durch ein überall reichlich entwickeltes Capillarsystem hergestellt. Dieses vertritt wenigstens im grössten Theile des Körpers die bei den Anderen verbreitete lacunäre Blutbahn, und erscheint als eine Differenzirung derselben.

Die aus den Capillaren hervorgehenden Venenwurzeln sammeln sich in grössere Stämme, welche bald als wirkliche Venen erscheinen, bald in mächtige Räume ausgedehnt sind und so den Uebergang zu blossen Lacunen bilden. Bezüglich der specielleren Verhältnisse des Venensystems ist die Vereinigung der Armvenen in einen im Kopfe gelegenen Ringsinus anzuführen; dieser nimmt auch benachbarte kleinere Venenstämme auf und sendet einen grossen Blutcanal (Vena cephalica, auch als grosse Hohlvene bezeichnet) (Fig. 202. *vc*), abwärts in die Gegend der Kiemen. Hier theilt er sich bei den Dibranchiaten in zwei, bei den Tetrabranchiaten in vier Venenstämme (Kiemenarterien), welche nach Aufnahme anderer, vom Mantel und den Eingeweiden kommender Venen (*vc''*) sich zur Kiemenbasis begeben. Bei den Dibranchiaten bildet sich an den Kiemenarterien durch Hinzukommen eines Muskelbeleges ein contractiler Abschnitt, das Kiemenherz (Fig. 202. *vc'*), welches durch rasche Pulsationen als Hilfsorgan des Blutkreislaufs sich bemerklich macht. Vor diesem Kiemenherzen sind an der Kiemenarterie noch besondere Anhangsgebilde angebracht, Ausstülpungen der Gefässwandungen, welche von dem in die Kiemen tretenden venösen Blute in gleicher Weise bespült werden, wie die Bojanus'schen Drüsen der Muschelthiere (s. Excretionsorgane § 289).

Wenn man auch in den erwähnten venösen Blutbehältern ein mit geschlossenen Wandungen versehenes Venensystem erkennen darf, so fehlen doch wirkliche Blutlacunen nicht. Sie zeigen sogar eine Verbreitung ähnlich wie bei den übrigen Molluskenclassen. Einen solchen Blutraum stellt die Leibeshöhle vor; sämmtliche in ihr liegende Organe werden vom Venenblut gebadet. In diesen Blutraum münden verschiedene Venen ein, und ausserdem steht er durch zwei Canäle mit der grossen Hohlvene (Vena cephalica) in Verbindung.

Milne-Edwards et Valenciennes, Nouv. obs. sur la constit. de l'appareil de la circulation chez les Moll. Mém. Acad. des Sc. T. XX. u. Milne-Edw., Voyage en Sicile. T. I.

§ 288.

Die Blutflüssigkeit der Mollusken ist in der Regel farblos, häufig mit einem bläulichen oder opalisirenden Schimmer. Doch spielt sie bei manchen Cephalopoden ins Violette oder Grüne, und einige Gasteropoden (Planorbis) besitzen rothes Blut, dessen Färbung vom Plasma herrührt.

Die Formbestandtheile der Blutflüssigkeit sind in allen Fällen farblos, erscheinen als indifferente Zellen, deren amöboide Bewegungen, wie bei Muschelthieren und Schnecken bekannt ist, mancherlei pseudopodienartige Fortsatzbildungen auftreten lassen.

Ein bei Cephalopoden längs der Kiemenarterien sich erstreckendes wulstförmiges Organ ist noch räthselhaft. Vielleicht liegt in ihm ein Organ vor, welches für die Entstehung der Formelemente des Blutes Bedeutung besitzt.

Excretionsorgane.

§ 289.

Ausser den mancherlei bereits bei dem Integumente aufgeführten Organen, welche der Excretion dienen, bestehen noch andere auf der Oberfläche des Körpers mündende Organe, die in jener Hinsicht eine viel wichtigere Rolle spielen.

Bei den Placophoren besteht ein nahe am After ausmündendes drüsiges Excretionsorgan, von dem jedoch ungewiss ist, ob es mit dem der Conchiferen vergleichbar. Innere Mündungen sind nicht bekannt geworden. Wir müssen daher dieses Organ für jetzt noch ausser der Reihe stehend betrachten, in welcher diese Organe sonst sich darstellen.

Diese typischen Excretionsorgane der Mollusken sind den unter den Würmern verbreitet getroffenen Organen homolog, die dort als nierenartige bezeichnet wurden, und bei den Annulaten als Schleifencanäle erscheinen. Sie beginnen auch bei den Mollusken mit einer äusseren Oeffnung und münden nach kürzerem oder längerem Wege in die Leibeshöhle aus. Die innere Mündung ist meist durch besondere Vorrichtungen, am häufigsten, vielleicht allgemein, durch Wimperbesatz ausgezeichnet und erinnert damit wieder an die Wimpertrichter der Schleifencanäle der Würmer. Die Organe vermitteln eine Communication der Binnenräume des Körpers mit dem umgebenden Medium. Dadurch dienen sie der Wassereinfuhr in den Körper und können auch, wie ihre Homologa bei den Würmern, noch manchen anderen Verrichtungen vorstehen. Zu diesen gehört die Beziehung zu den Geschlechtsorganen, die bei einem Theile der Lamellibranchiaten noch nachweisbar ist, und auch für die Cephalopoden die Hypothese begründet, dass die Ausführwege der Geschlechtsproducte aus solchen Excretionsorganen entstanden. Ihre Beziehung zur Excretion ist daher keineswegs exclusiv. Wo die letztere ihnen zugetheilt ist, treffen wir an den sonst einfacheren Canälen Umbildungen hinsichtlich der Wandungen, an denen ein drüsiger Bau sich erkennen lässt. In solchen Fällen können sie zufolge der chemischen Constitution ihrer Producte als »Nieren« betrachtet werden. Die mikroskopische Untersuchung weist dann Secretionszellen

nach, mit einem aus granulären oder concentrisch geschichteten Concrementen gebildeten Inhalt, wie solche auch in den Harnausscheidungen anderer Thiergruppen eine grosse Rolle spielen.

Die innere Mündung führt, wo sie nachgewiesen ist, in den Pericardialsinus, dessen Wand sie durchbricht. Wenn das Excretionsorgan von einem Schleifencanale ableitbar ist, so wird in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Wand jenes Pericardialsinus aus einem Dissepiment hervorging, wie solche bei Anneliden gleichfalls die Mündungen der Schleifencanäle tragen. Für die festere Begründung dieser Auffassung fehlen indess noch manche Thatsachen, zumal solche, welche die an jenem fraglichen Dissepimente vor sich gegangene Lageänderung erklären können.

§ 290.

Bei den Lamellibranchiaten ist das Excretionsorgan unter dem Namen der Bojanus'schen Drüse bekannt, und liegt als eine stets paarige, zuweilen in der Mittellinie zu Einer Masse verschmolzene Drüse an der Rückseite des Körpers, der Kiemenbasis zunächst. Seine Substanz wird von einem gelblich oder bräunlich gefärbten schwammigen Gewebe gebildet, dessen Maschenräume häufig zusammenfliessen und meist einen grösseren centralen Hohlraum darstellen. Aus diesem führt jederseits eine Oeffnung in den Herzbeutel, eine andere stellt den Ausführgang vor. Dieser liegt entweder in der Nähe der Geschlechtsöffnung, oder ist mit der Geschlechtsöffnung gemeinsam, oder endlich die Geschlechtsorgane öffnen sich in das Bojanus'sche Organ, so dass die Geschlechtsproducte durch letzteres nach aussen entleert werden (Pecten, Lima, Spondylus). Vereinigte Ausführgänge besitzen Arca und Pinna. Getrennte Oeffnungen für Excretions- und Geschlechtsorgan zeigen Cardium, Chama, Mactra, Pectunculus, Anodonta, Unio u. a. Die faltig vorspringenden Wände oder das maschige Balkengewebe des Organes besitzen einen dichten Beleg von Secretionszellen, welche die erwähnten, bis jetzt freilich des charakteristischen Auswurfsstoffes der Harnsäure in vielen Fällen entbehrenden Concremente abscheiden. Ueber die Beziehung zum Gefässsystem siehe S. 391.

Die Scaphopoden schliessen sich durch den Besitz eines paarigen Excretionsorganes an die Lamellibranchiaten an.

§ 291.

In grösserer Mannichfaltigkeit erscheint das Excretionsorgan bei den Gasteropoden. Ein paariges, den Vorläufer der bleibenden Niere bildendes Excretionsorgan ist bei Pulmonaten nachgewiesen. An ausgebildeten Thieren ist das Organ in der Regel auf einer Seite vorhanden. Diese Duplicität der Anlage deutet auf eine Uebereinstimmung mit dem paarigen Organe der Lamellibranchier. Entschiedener erweist sich dieses durch

die neuerliche Entdeckung eines paarigen Excretionsorganes bei Haliotis, Fissurella und Patella, wobei jedoch das linke mehr oder minder rudimentär ist. Die Rückbildung des einen Organs scheint mit Rückbildungen anderer paariger Organe, z. B. der Kiemen, in Verbindung zu stehen. Soweit nähere Untersuchungen vorliegen, mündet es mit einer Oeffnung in den Pericardialsinus, mit einer andern nach aussen. Bei der Mehrzahl der Gasteropoden ist in dem Organe Harnsäure nachgewiesen. Das gilt besonders von den Pulmonaten, deren zwischen Herz und Lungenvenen gelagerte Niere durch die meist weissliche oder gelbliche Färbung sich leicht zu erkennen gibt. Sie besitzt einen blättrigen oder schwammigen Bau und die sie zusammensetzenden Lamellen oder Balken tragen einen Beleg von grossen Secretionszellen, in denen sich verschieden geformte feste Concretionen bemerkbar machen. Der lange, bei Helix weit hinten beginnende Ausführgang öffnet sich in die Lungenhöhle, die als ein erweiterter Endabschnitt jenes Ganges erscheint.

Bei den Prosobranchiaten liegt die Niere zwischen Kieme und Herz, eine ähnliche Lage besitzt sie bei einem Theile der Opisthobranchier. Ein Ausführgang läuft in der Regel nach vorne und begleitet den Enddarm, neben welchem er häufig nicht weit hinter der Analöffnung ausmündet.

Bei manchen Opisthobranchiaten scheint die excretorische Bedeutung zurückzutreten (z. B. bei Polycera), oder es findet eine Abscheidung in flüssiger Form statt. Die Niere erscheint hier (wie bei Phyllirhoë, Actaeon etc.) in Gestalt eines länglichen glashellen Schlauches, der, nahe am Rücken in der Mitte des Körpers gelegen, sich vom Herzen aus ziemlich weit nach hinten erstreckt. Er besitzt eine mit Wimpern besetzte Oeffnung in den Pericardialsinus und eine andere, contractile, an der Oberfläche des Körpers.

Ein von dem Organe ausgehender Blindsack empfängt bei vielen Opisthobranchiaten eine bedeutende Entfaltung, und geht, secundäre Ausbuchtungen (vergl. Fig. 200 *R*) absendend, allmählich in einen verästel-

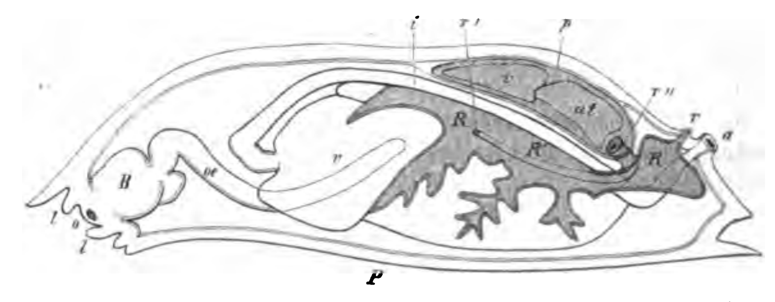


Fig. 200. Schema von Doris zur Darstellung des Excretionsorganes *R*. *o* Mund. *l* Lippen. *B* Buccalmasse. *oe* Speiseröhre. *v* Magen. *i* Darm. *a* After. *at* Vorhof. *v* Herzkammer. (Nach A. Hancock.)

ten Schlauch über. Solche einer verzweigten Drüse ähnliche Bildungen sind bei Doris, Dendronotus, Scyllaea etc. bekannt. Von der pericardialen Mündung (*r''*) her setzt sich ein Canal (*R'*) ins Innere des Schlauches fort,

hier sich öffnend (r'), so dass die Communication nach aussen erst auf einem Umwege erfolgt.

Bei den schalentragenden Pteropoden, ebenso wie bei den Heteropoden, theilt die Niere, abgesehen von der Uebereinstimmung ihrer beiden vorerwähnten Mündungen mit jener der Prosobranchiaten die Eigenthümlichkeit eines spongiösen Baues. Unter den Heteropoden ist sie bei Carinaria mit einem deutlichen Belege von Secretionszellen versehen, der bei den anderen durch eine helle Zellenschichte vertreten wird. Das Balkengerüste der Niere erscheint starr, während es sowohl bei Atlanta als bei den Firolen contractil ist, und energische, Schluckbewegungen ähnliche Actionen vollführt. Auch unter den beschalten Pteropoden ist die Niere in dieser Richtung thätig, z. B. bei Chreseis (Fig. 201 *re*).

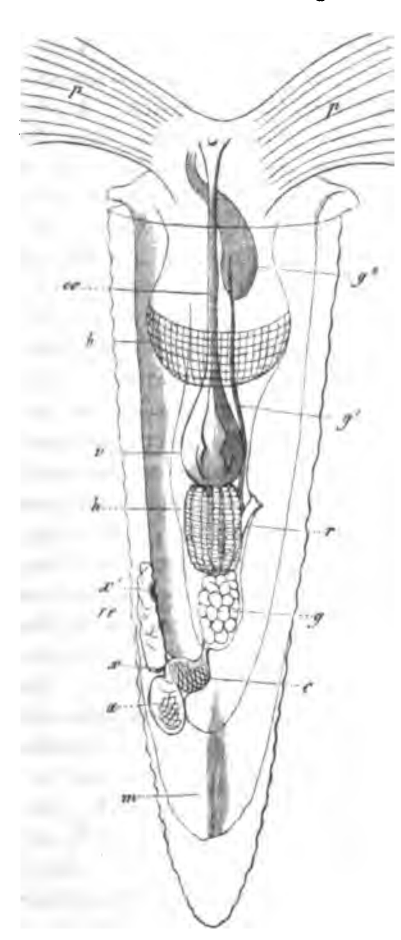


Fig. 201. Organisation von Chreseis. *pp* Die Flossen. *oe* Speiseröhre. *v* Magen. *r* Enddarm. *h* Leber. *a* Vorhof. *c* Herzkammer. *re* Niere. *x* Innere Oeffnung. *x'* Aeussere Oeffnung. *b* Wimperorgan. *g* Zwitterdrüse. *g'* Zwittergang. *g''* Ruthentasche. *m* Andeutung des Rückziehmuskels.

Da im Falle des Mangels concrementhaltiger Secretionszellen die drüsige Natur dieses Organs zweifelhaft ist, darf um so grösseres Gewicht auf seine Beziehungen zur Einfuhr von Wasser gelegt werden, die in diesen Fällen am bestimmtesten beobachtet ist. Die vom Organe ausgeführten Bewegungen bestehen dann nicht nur in einem Oeffnen und Schliessen des äusseren Ostiums, sondern auch in einem Weitertreiben des aufgenommenen Wassers und Mischung desselben mit dem aus dem Körperkreislaufe zu den Athmungsorganen rückkehrenden Blute, in dessen Stromgebiete das Organ immer seine Lage hat. Wenn die Wasseraufnahme durch das Excretionsorgan nur bei den angeführten Abtheilungen direct beobachtet ward, so ist dadurch noch nicht ausgeschlossen, dass sie bei den übrigen im Wasser lebenden Gasteropoden nicht ebenfalls bestehe. Nur bei den Nephropneusten dürfte das Verhältniss ein anderes sein, doch besitzt die Niere auch hier ganz ähnliche Beziehungen zum Blutcanalsystem, da eine

Entleerung von Blutflüssigkeit durch die Ausmündung der Niere erweisbar ist.

§ 292.

Die bedeutende Mannichfaltigkeit des specielleren Verhaltens des Excretionsorganes der Gasteropoden lässt es nicht befremdend erscheinen, wenn dasselbe Organ bei den Cephalopoden wieder mit anderen Modificationen auftritt. Bei allen Cephalopoden bestehen in den Eingeweidesack eingeschlossene Säcke, welche in der Mantelhöhle ausmünden. Da die Ausführwege der Geschlechtsproducte durch die Verbindung ihres die Keimdrüsen umschliessenden Abschnittes mit der Leibeshöhle sich in Uebereinstimmung mit Excretionscanälen zeigen, wird die Entstehung dieser Ausführwege aus ursprünglichen Excretionsorganen wahrscheinlich, so dass dann den Cephalopoden eine grössere Anzahl dieser Organe zukommen musste, von denen nur ein Theil in der primitiven Bedeutung sich forterhielt. Vier solcher Organe finden sich bei Nautilus, zwei bei den Dibranchiaten. Ihre Mündungsstelle liegt zuweilen auf einem papillenförmigen Vorsprunge (Fig. 178. *r*). In diese Säcke ragen die grossen Kiemengefässstämme ein, wodurch die Wandungsverhältnisse sich unregelmässig gestalten. Die Wandflächen dieser Gefässe müssen aber, soweit sie in die Säcke einragen, als der Wand des letzteren zugehörig betrachtet werden. An den Kiemenarterien bietet die Wand jedes Sackes zahlreiche ins Lumen der letzteren vorspringende ramificirte Anhänge (vergl. Fig. 178. *R*, Fig. 202. *re*), welche durch blindgeendigte Ausbuchtungen des Gefässes, und einen darauf liegenden Drüsenbeleg gebildet sind. Bei Nautilus sind diese Anhänge der vier Venenstämme mit schlauchförmigen Drüsen bekleidet, die in den betreffenden Sack geöffnet sind. Wie die an anderen, in den Pericardialsinus ragenden Blutgefässen vorkommenden Anhänge aufzufassen sind, ist noch räthselhaft. Da jener Sinus indess mit der Mantelhöhle communicirt, stellen sie vielleicht ebenfalls excretorische Organe vor. Die Dibranchiaten lassen die Venenanhänge

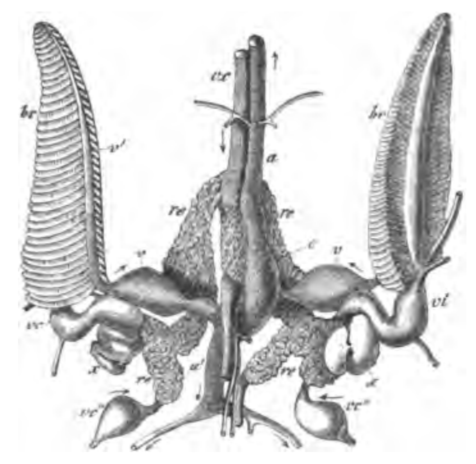


Fig. 202. Circulations- und Excretionsorgane von Sepia. *br* Kiemen. *c* Herz. *a* Vordere Körperarterie (Aorta). *a'* Hintere Körperarterie. *v* Erweiterungen der Kiemenvenen, Vorhöfe des Herzens darstellend. *v'* Kiemenvene, an der Kieme entlang verlaufend. *vc* Vordere grosse Hohlvene. *vc'* Die Kiemenarterien (Aeste der Hohlvenen). *vc''* Hintere Hohlvenen. *re* Schwammige Anhänge der Hohlvenenäste. *x* Ausstülpungen derselben. Die Pfeile deuten die Richtung der Blutströme an. (Nach J. Hunter.)

von etwas anderem Baue erscheinen. Vorwiegend aus phosphorsaurem Kalk gebildete Concremente sind als die Producte dieses Apparates zu betrachten, der besonders bei den Sepien (Fig. 201) eine bedeutende Ausdehnung, auch auf kleinere Wurzeln jener Venen, besitzt. In dieser Einrichtung steht dieser Secretionsapparat in Beziehungen zu dem zu den Kiemen tretenden venösen Blutstrom und erscheint damit in denselben Beziehungen wie das Excretionsorgan der Lamellibranchiaten und Cephalophoren.

Weniger sicher ist eine innere Communication der die excretorischen Venenanhänge bergenden Säcke. Während einige Autoren eine solche mit dem Blutgefässsystem, speciell mit dem Pericardialsinus statuiren, wird dies von andern in Abrede gestellt, so dass diese Apparate noch mancher Aufklärung bedürfen.

Hancock, A., On the structure and homologies of the Renal Organ in the Nudibranchiate Mollusca. Transact. Linnean Soc. Vol. XXIV.

Geschlechtsorgane.

§ 293.

Die Fortpflanzung findet bei den Mollusken niemals mehr in einer jener ungeschlechtlichen Formen statt, die wir bei den Arthropoden auf dem Boden geschlechtlicher Differenzirung entstanden sahen. Sie ist ausschliesslich an die volle Function von beiderlei Geschlechtsorganen geknüpft. Die Entstehung von beiderlei Organen aus verschiedenen Keimblättern ist bei mehreren Abtheilungen erkannt, indem Beziehungen der männlichen zum Ectoderm, der weiblichen zum Entoderm gefunden wurden. Diese Organe bieten für die einzelnen Classen der Mollusken ziemlich selbständige Einrichtungen, so dass die Ableitung von einer Allen gemeinsamen Grundform nur dann möglich ist, wenn letztere auf einer sehr niederen Stufe der Differenzirung gesucht wird.

Bei den Placophoren ist eine unpaare Keimdrüse vorhanden, von der paarige Ausführgänge zu den seitlich und hinten gelagerten Genitalöffnungen führen. Durch discrete Ausführwege stellt sich die Einrichtung über jene der Lamellibranchiaten. Eine Trennung der Geschlechter scheint bei der Mehrzahl vollzogen.

Die Vereinigung beider Geschlechter in einem Individuum findet sich bei den Lamellibranchiaten nur auf einzelne, von einander ziemlich entfernte Gattungen, oder auch einzelne Arten beschränkt, welche dadurch den Ueberrest eines vordem der ganzen Classe zukommenden Verhaltens repräsentiren. Bei den Austern besteht sogar noch ein Uebergang in die geschlechtliche Trennung darin, dass die bezüglichen Organe eines Individuums nicht gleichzeitig, sondern alternirend bald nur als männliche, bald nur als weibliche thätig sind. Die Keimdrüsen sind paarig, auf beide Seiten vertheilt, münden auch getrennt von einander aus. Meist nehmen

sie einen grossen Theil der Leibeshöhle ein, oft anderen Organen innig verbunden.

In dem Verhalten von beiderlei Keimdrüsen unter den Zwittern geben sich stufenweise Verschiedenheiten zu erkennen, den Weg bezeichnend, auf welchem die Trennung der Geschlechter vor sich ging. Bei einigen (z. B. bei Ostrea) ist die Keimdrüse Zwitterorgan im vollsten Sinne des Wortes. Ei- und samenbildende Follikel sind mit einander vereinigt, und die Ausführgänge für beiderlei Producte gemeinsam. Auch bei Pecten (P. varius) besteht noch das letztere Verhalten, allein die Keimdrüse selbst ist in einen männlichen und einen weiblichen Abschnitt gesondert. Ersterer liegt vorne und oben, der letztere hinten und unten. Indem endlich bei anderen die getrennten Keimdrüsen getrennt ausmündende Ausführgänge besitzen, ist die Differenzirung auf einer höheren Stufe angelangt (Pandora). Bei manchen Gattungen waltet die Zwitterbildung der einzelnen Arten vor, indess andere getrennten Geschlechtes sind (Cardium).

Die Ausführgänge der Keimdrüsen sind wenig entwickelt und häufig sitzen die Drüsenläppchen noch nahe an der gemeinsamen Mündung. Damit fehlen auch alle accessorischen Organe. Die jederseitige Ausmündung findet auf verschiedene Weise statt. Bald vereinigt sich der Genitalcanal mit dem Excretionsorgane, erscheint damit als eine von letzterem ausgehende Differenzirung und die Geschlechtsproducte werden durch dieses nach aussen entleert (z. B. Pecten, Lima, Spondylus), bald vereinigt sich der Genitalcanal erst mit der Mündung jenes Organes (z. B. Arca, Mytilus, Pinna), bald endlich mündet der Genitalcanal für sich auf einer besonderen Papille (z. B. bei Ostrea, Unio, Anodonta, Mactra, Chama).

Aus diesen Thatsachen ergibt sich, dass der excretorische Apparat auch hier für die Herstellung der Ausführwege der Geschlechtsproducte eine bedeutungsvolle Rolle spielt. Der ins Excretionsorgan mündende Genitalcanal erscheint dabei als eine zu den Keimstätten der Zeugungsstoffe ausgedehnte Differenzirung und die stufenweise erfolgende Trennung des Genitalcanals vom Excretionsorgane drückt eine weiterschreitende Sonderung aus, welche zu einer vollständigen Ablösung des Genitalcanals, und damit der Geschlechtsorgane vom Excretionsorgane führt. Dieses bei den höheren Mollusken allgemein vorliegende Verhalten wird also von einer primitiven, functionellen Verbindung der Geschlechtsorgane mit den Excretionsorganen abzuleiten sein, welche Beziehung später nur in der benachbarten Lagerung der äusseren Mündungen dieser Organe sich spurweise ausdrückt.

Indem die Lamellibranchiaten die Wege zeigen, auf denen die Differenzirung der Ausführgänge der Geschlechtsorgane geschah, entfernen sie sich in diesen Beziehungen nicht so gar weit von den Würmern oder den Brachiopoden, von denen ein Theil noch ähnliche Beziehungen aufweist, indess ein anderer, mit grossen und anscheinend selbständigen Complica-

tionen der Ausführapparate ausgestattet (Plattwürmer), eine Aufklärung über diese Frage vorerst nur in grösserer Entfernung zeigt.

§ 294.

Die Geschlechtsorgane der Gasteropoden und Pteropoden bieten eine in mehrfacher Weise fortgeschrittene Differenzirung dar. Besteht auch wie bei Lamellibranchiaten eine »Zwitterdrüse« in grosser Verbreitung, so ist der Apparat doch beträchtlich complicirt, und verbindet sich in der Regel sogar noch mit Begattungsorganen. Ferner erscheint der Geschlechtsapparat immer unpaar, in asymmetrischer Lagerung und Ausmündung, so dass im Vergleiche zu den Lamellibranchiaten eine einseitige Rückbildung angenommen werden muss.

Die Verhältnisse der Zwitterdrüse sind mannichfacher Art. In allen Fällen setzt sie sich aus zahlreichen Läppchen (Fig. 203. *A*) zusammen, welche an ihren äussersten blinden Enden Eikeime bilden (*a*), indess entfernter vom Ende Samenmassen entstehen (*b*). Diese Stellen sind jedoch nicht von einander getrennt, vielmehr ist der gemeinsame Hohlraum eines Läppchens die Bildungsstätte der verschiedenen Producte. Somit sind es von Epithelialbildungen ableitbare Zellen, welche an der einen Stelle zu Eiern sich gestalten, an der andern Samenfäden hervorgehen lassen. Diese doppelte Production scheint in der Regel keine gleichzeitige zu sein, so dass dasselbe Läppchen oder dieselbe Drüse in dem einen Falle Eier, in dem anderen Sperma hervorbringt.

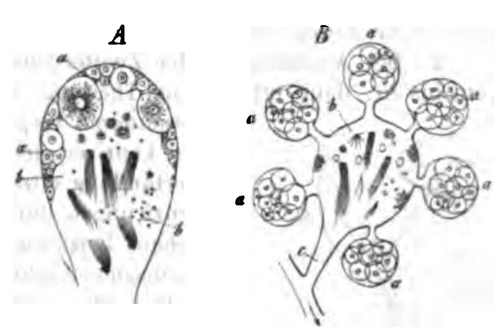


Fig. 203. Zwitterdrüsenfollikel von Gasteropoden. *A* Von Helix hortensis. Die Eier *a*, *a* entstehen an der Wand des Follikels, nach innen zu die Samenmassen *b*. *B* Von Aeolidia. Die samenbereitende Abtheilung (*b*) eines Follikels ist ringsum mit Eiersäckchen (*a*) besetzt. *c* Gemeinschaftlicher Ausführgang.

Eine Differenzirung gibt sich an den Läppchen dadurch zu erkennen, dass die eibildenden Theile Ausstülpungen vorstellen (*B*. *a*), welche dann an dem samenerzeugenden mittleren Theile (*b*) rosettenförmig gruppirt sind und wie secundäre Acini sich verhalten. Die Vereinigung der einzelnen Läppchen unter einander begründet verschiedene Formverhältnisse der Zwitterdrüse; so kann jedes Läppchen seinen eigenen Ausführgang besitzen und die gesammte Drüse erscheint als ein reich verästeltes Organ (Opisthobranchiaten); oder die Acini münden, reihenweise gestellt, an einer Seite eines Ausführganges, wie bei einigen Pteropoden (Cymbulia, Tiedemannia); oder sie gruppiren sich in traubenförmige oder lappige

Drüsenmassen, die entweder in Mehrzahl auftreten (Phyllirhoë), oder eine einzige mehr oder minder compacte Drüse vorstellen (einige Pteropoden, wie Pneumodermon, Hyalea, dann die meisten Opisthobranchiaten und Pulmonaten).

§ 295.

Hinsichtlich der Ausführgänge sind bei den hermaphroditischen Gasteropoden folgende Einrichtungen unterscheidbar.

1) Es besteht ein gemeinschaftlicher Ausführgang für Samen und Eier, der somit Vas deferens und Eileiter vorstellt und von der Zwitterdrüse an bis zur Geschlechtsöffnung beiderlei Producte führt. Als Uterus erscheint eine blindsackartige Ausbuchtung, welche auch zur Aufnahme des Begattungsorganes dient. An der Geschlechtsöffnung tritt der Samen entweder direct auf das daneben liegende umstülpbare Begattungsorgan über, oder er wird bei entfernterem Ursprunge des letzteren durch eine wimpernde Rinne diesem zugeleitet. Einige Opisthobranchiaten sind mit dieser Einrichtung versehen, die alle thecosomen Pteropoden besitzen.

2) Der Ausführgang der Zwitterdrüse ist nur eine Strecke weit gemeinsam, dann erfolgt eine Theilung, und jeder Canal nimmt seinen besonderen Weg zur Geschlechtsöffnung. Dabei kann er sich noch mit Nebenapparaten in Verbindung setzen, oder auch einfachere Differenzirungen durch Kalibermodificationen eingehen. Letzteres Verhalten bietet auch der gemeinsame Ausführgang vor seiner Trennung. Sehr häufig erscheint er bei Opisthobranchiaten auf einer grösseren Strecke erweitert, und kann damit für die auszuführenden Zeugungsstoffe als Behälter dienen. Bei den Nephropneusten (Fig. 204) besteht am gemeinsamen Ausführgange eine Trennung in zwei Abschnitte. Während der obere (*ve*) aus der Zwitterdrüse (*z*) kommende einfach ist, erscheint der untere auf einer ansehnlichen Strecke der Länge nach in zwei Räume geschieden, davon der eine engere, den weitern wie eine Halbrinne begleitend, zur Ausleitung des Sperma dient, indess der weitere (*u*) dem weiblichen Apparate angehört. Er empfängt an seinem oberen Ende eine eiweissabsondernde Drüse (*Ed*) und ist bei Helicinen mit Ausbuchtungen besetzt. In diesen empfangen die Eier ihre Umhüllung. Da der andere Canal gegen diesen Uterus (*u*) zu nicht völlig abgeschlossen ist, besteht eine nur theilweise Tren-



Fig. 204. Geschlechtsapparat von Helix hortensis. *z* Zwitterdrüse. *ve* Zwittergang. *u* Uterus. *Ed* Eiweissdrüse. *d, d* Anhangsdrüsen. *pc* Pfeilsack. *Rs* Receptaculum seminis. *vd* Ausführgang des Samens. *p* Ruthe. *fl* Peitschenförmiger Anhang.

nung. Erst am Ende des Uterus setzt sich das Vas deferens als selbständiger Canal (*vd*) zur ausstülpbaren Ruthe (*p*) fort, die hier einen Abschnitt der Ausführwege vorstellt. Die letztere Strecke des Canals liefert eine die Samenmassen zu einem Samenschlauche (Spermatophor) vereinigende Substanz. Aus dem Uterus geht endlich ein als »Scheide« bezeichnetes Endstück des weiblichen Canals hervor, der zur gemeinsamen Geschlechtsöffnung seinen Verlauf nimmt, und noch mehrfache Anhänge (*ps. d*) tragen kann. Von den letzteren ist (bei den Helicinen) ausser einem Receptaculum seminis (*Rs*) eine Gruppe von grösseren Drüsenschläuchen (*d*) zu erwähnen, die mit einem dickwandigen Schlauche (*ps*) in Verbindung stehen. Letzterer ist umstülpbar und enthält ein als Abguss seines Binnenraumes erscheinendes spitzes Kalk-Concrement (Liebespfeil).

Bei andern Zwitterschnecken findet die Trennung von beiderlei Wegen in der Regel schon früher statt, und der gemeinsame Canal ist nur unbedeutenden Modificationen unterworfen. Sehr mannichfaltige Modificationen bieten die getrennt verlaufenden Canäle, von denen das Vas deferens bei den meisten Opisthobranchiaten eine ansehnliche Länge besitzt und demgemäss in zahlreiche Windungen gelegt ist. Ehe es zum Begattungsorgan tritt, verbindet es sich häufig mit einer zuweilen weiter oben angebrachten Drüse. Eine geringere Länge besitzt der Oviduct, dem nur selten beträchtliche Erweiterungen zukommen. Dagegen treten am Ende des weiblichen Ausführapparates mehrfache accessorische Gebilde auf. Die Mündung von beiderlei Ausführwegen liegt entweder in einem gemeinsamen, meist rechterseits nahe am Vordertheile des Körpers befindlichen Raum (Geschlechtscloake), oder beide Canäle münden in eine wenig tiefe Buchtung oder auch getrennt von einander auf der Oberfläche des Körpers aus.

§ 296.

Die Anhangsgebilde des Genitalapparates können nach ihrer Zugehörigkeit in weibliche und männliche unterschieden werden. Von den weiblichen nimmt das Receptaculum seminis eine hervorragende Stelle ein. Es bildet eine rundliche oder birnförmige, mit hohlem Stiele der Scheide inserirte Blase, welche bei der Befruchtung den Samen aufnimmt (Fig. 204 *R s*). Zuweilen sind zwei solcher Anhänge vorhanden (Pleurobranchus), die dann auch entfernter von der Scheide, am engeren Oviducte vorkommen können (Doris). Bei den Pteropoden und Opisthobranchiaten besitzt die Scheide eine weite mit faltigen Drüsenwandungen versehene Ausbuchtung, die als Uterus fungirt. Ein besonderes drüsiges Organ mündet in ihn ein, in der Verrichtung der Eiweissdrüse gleich kommend. Wo letztere fehlt, scheint die Uteruswand sie functionell zu vertreten. Endlich ist noch der bei Pteropoden bestehenden Begattungstasche zu erwähnen, welche als Ausbuchtung der Scheide erscheint, und bei der Copula den Penis aufnimmt (Hyalea).

Aehnliche Organe kommen auch dem männlichen Apparate zu, und erscheinen in der einfachsten Form als erweiterte Stellen oder Blindsackbildungen zur Ansammlung des Sperma. Die bereits oben erwähnte Verlängerung des Vas deferens wird functionell hieher zu rechnen sein. Sowohl bei Gasteropoden als Pteropoden sind dergleichen Zustände verbreitet. Ferner gehören hieher die dem Vas deferens angelagerten Drüsenorgane, die man als Prostatadrüsen zu bezeichnen pflegt.

Der männliche Apparat steht endlich mit einem Begattungsorgane in Verbindung, welches entweder das modificirte und ausstülpbare Ende des Samenleiters ist, und im Ruhezustande in die Leibeshöhle ragt, oder es ist ein besonderes, des directen Zusammenhanges mit dem Vas deferens entbehrendes Gebilde, welches einen im Ruhezustande eingestülpten Schlauch vorstellt. Das Organ ist entweder mit der Genitalmündung vereinigt, wie bei vielen Nudibranchiaten, oder liegt getrennt davon. Weit von der gemeinsamen Genitalöffnung entfernt mündet der Penis bei Tectibranchiaten (Aplysia, Bulla, Bullaea u. s. w.); eine wimpernde Rinne leitet den aus der Geschlechtsöffnung hervortretenden Samen zum Begattungsorgane.

Unter den Pteropoden ist der Penis bei Pneumodermon nur durch eine innerhalb der Geschlechtsöffnung liegende Papille vertreten, indess er bei den Thecosomen ein neben der Scheidenöffnung vorstülpbares Gebilde repräsentirt.

§ 297.

Bei vielen Zwitterschnecken ist ein Alterniren der Function der Keimdrüse nachweisbar, so dass sie bald als männliches, bald als weibliches Organ sich darstellt. Darin lässt sich die Andeutung einer Trennung der Geschlechter wahrnehmen, welche bei den meisten Prosobranchiaten vollzogen ist.

Ungeachtet der geschlechtlichen Trennung sind unter den Prosobranchiaten die niedersten Befunde anzutreffen, indem der Apparat bei manchen nur durch die Keimdrüsen repräsentirt wird. Damit wiederholen sich Verhältnisse, die an die Befunde der Lamellibranchiaten erinnern. Bei Haliotis und Patella fehlen Ausführgänge. Die Keimdrüse scheint wie manchen Lamellibranchiaten, sich durch das Excretionsorgan zu entleeren. Dieses Verhalten hat bei Fissurella durch Verbindung des Ausführganges mit dem Excretionsorgane eine bestimmtere Gestaltung gewonnen.

Die Geschlechtsorgane der männlichen und weiblichen Individuen zeigen zumeist eine grosse Uebereinstimmung in dem allgemeinen Verhalten, so dass oft nur das Vorkommen von Begattungsorganen bei den Männchen gröbere Unterschiede bildet. Männliche wie weibliche Keimdrüsen liegen, ähnlich wie die Zwitterdrüse vieler hermaphroditischen Gasteropoden, zwischen der Leber versteckt, oder doch in der Nähe derselben.

An den weiblichen Organen entspringt aus dem Eierstocke ein in der Regel gewundener Eileiter, der sich gegen den Enddarm wendet, um dort unter buchtiger Erweiterung einen Uterus darzustellen. Von diesem geht dann eine kurze Scheide zu der in der Nähe des Afters befindlichen Geschlechtsöffnung. — Accessorische Organe sind bei den getrenntgeschlechtlichen Gasteropoden nur wenig verbreitet. Wo sie genauer bekannt, bestehen sie aus einer langgestreckten Samentasche, die in das Ende des sackartigen Uterus einmündet, mit welchem der Ausführgang einer Eiweissdrüse verbunden ist (Paludina). Bei den Heteropoden ist nur die Samentasche vorhanden, entweder dem Ende des Uterus angefügt (Atlanta), oder vor dem Uterus mit der Scheide vereinigt (Pterotrachea).

Bei den männlichen Organen verläuft der Ausführgang (Vas deferens) entweder einfach zum Penis, oder er ist mit einer Anschwellung versehen, die als Samenblase fungirt. Das Ende des Vas deferens mündet auf der Oberfläche des Körpers rechterseits nach aussen. Ein Begattungsorgan fehlt bei Haliotis, Patella, Trochus. Sonst besteht es aus einem Fortsatze des Hautmuskelschlauches und stellt einen massiven, breiten, häufig an der Spitze gekrümmten Körper vor, welcher rechterseits am Leibe, oder auch am Kopfe an der Basis des rechten Fühlers, doch auch zuweilen (Heteropoden) in der Nähe des Afters angetroffen wird. Zu diesem Organe tritt ein häufig eine Strecke weit auf der Oberfläche des Körpers verlaufender flimmernder Halbcanal, der sich direct auf das Begattungsorgan fortsetzen kann, und auf ihm in Gestalt einer Rinne sich hinzieht (Dolium, Harpa, Strombus) oder das Begattungsorgan als Canal durchsetzt (Buccinum, Littorina, Paludina).

§ 298.

Die geschlechtliche Trennung ist bei allen Cephalopoden durchgeführt. Männliche und weibliche Organe zeigen in der allgemeinen Anordnung mehrfache Uebereinstimmung; davon ist das Wesentlichste, dass die Keimdrüsen nicht unmittelbar in ihre Ausführgänge sich fortsetzen. Diese Thatsache ist deshalb von Wichtigkeit, weil darin die Verwendung eines den Genitalorganen ursprünglich fremden Apparates angedeutet erscheint. Jedenfalls besteht in diesem Verhalten eine ganz andere Einrichtung als bei den Keimdrüsen der Gasteropoden und Pteropoden, bei denen die secernirenden Abschnitte der Drüsen allmählich in die Ausführgänge übergehen (vergl. oben § 292). Bei den Tetrabranchiaten sind die Ausführgänge noch nicht vollkommen continuirlich. Eileiter wie Samenleiter führen in einen weiteren Raum, aus welchem von neuem eine Fortsetzung jener Wege beginnt.

Von den weiblichen Organen wird der Eierstock durch eine gelappte Drüse gebildet, die von einem besonderen Sacke umhüllt und nur an Einer Stelle mit demselben verbunden ist. Der Ausführgang (Eileiter) ist in der Regel nur einfach vorhanden. Bei den Octopoden und bei Loligo

sagittata findet er sich doppelt (Fig. 199 *od od*), weist somit auf eine ursprüngliche Duplicität hin, die bei den übrigen — selbst bei Nautilus — durch Verkümmerung des einen Oviductes verloren ging. Der Eileiter ist an die Ovarialumhüllung befestigt; die Eier gelangen also erst aus dem von letzterer umschlossenen Raume in den Ausführgang. Die Ausmündung des Eileiters findet sich in der Regel im Anfange des Trichters; nur bei denen, deren Männchen mit einem Begattungsarme versehen sind, ist sie weit hinten in der Kiemenhöhle, und dazu bildet eben die Hectocotylie eine functionelle Anpassung. Das Oviduct besitzt an einer Stelle einen wulstartig gestalteten, ringförmigen Drüsenbeleg aus radial zur Axe des Eileiters gestellten Schläuchen (Octopoden). Dieselben Drüsen sind bei Nautilus in grösserer Ausdehnung vorhanden, bis nahe an die Mündung verbreitet. Wo diese Drüsenorgane fehlen, werden sie durch ähnliche, dicht an der Mündung gelagerte Secretionsapparate ersetzt.

Als accessorische Organe des weiblichen Apparates erscheint ein Paar »Nidamentaldrüsen« benannter Drüsen, die aus länglichen, lamellös gebauten Schläuchen bestehen, welche auf der Vorderseite des Thieres gelagert, ihre kurzen Ausführgänge zur Seite der Geschlechtsöffnung münden lassen. Ihr Secret scheint zum Zusammenkitten der Eier zu dienen, welche bei den meisten Cephalopoden in traubenförmige Gruppen vereinigt werden. Vor den Nidamentaldrüsen trifft man noch ein Paar kleinere, aus dicht gewundenen Schläuchen bestehende Drüsenorgane, mit den vorigen wohl von ähnlicher Function.



Fig. 205. Männliche Geschlechtsorgane von Octopus. *t'* Hoden. *c* Hodenkapsel. *ve* Ausführgang. *ve'* Erweiterung als Samenblase dienend. *g'* Anhangsdrüse. *bN* Needham'sche Tasche. (Nach Carus und d'Alton.)

Eine Kapsel (Fig. 205. *c*), wie sie um das Ovarium sich findet, umschliesst auch den Hoden (*t'*), der aus mehrfach verästelten zu einem Büschel vereinigten Blindschläuchen sich zusammensetzt. Diese sind gleichfalls an die Kapselwand befestigt, so dass auch hier die Keimstoffe erst in die Kapsel gelangen, um in das aus letzterer sich fortsetzende Vas deferens überzugehen. Dieses ist ein vielfach gewundener, allmählich sich erweiternder Canal (*ve*), der damit eine Samenblase vorstellt. In die Wandungen seines erweiterten Abschnittes sind Drüsen eingebettet und in manchen Fällen wird ein Theil der Wand zu einem grösseren Drüsenorgane umgestaltet, so dass diesem Abschnitte noch eine andere Function zu Theil wird. Bei verschiedenen Octopoden finden sich noch ein oder zwei discrete Drüsenanhänge (*g*). Alle diese drüsigen Differenzirungen der Wandung des Vas deferens liefern ein dem Sperma sich beimischendes, zur

Herstellung der eigenthümlichen Samenschläuche verwendetes Secret. Aus dem Ende des drüsigen Abschnittes oder nach Verbindung mit den erwähnten Drüsen wird der Samenleiter bedeutend erweitert oder einseitig ausgebuchtet (Sepia, Loligo), welche Modification sogar zu einem ansehnlichen Anhangsgebilde (*bN*) umgebildet sein kann (Octopus). Diese »Needham'sche Tasche« dient als Behälter für die im drüsigen Theil des Samenleiters geformten Samenschläuche: Spermatophoren. Der übrige Theil des Ausführganges setzt sich in meist gleichmässiger Weise entweder in einen papillenförmigen, linkerseits in der Mantelhöhle gelagerten Vorsprung fort (Fig. 178. *g*), oder mündet an der Basis einer solchen Papille nach aussen. In welcher Weise bei vielen Cephalopoden einzelne Arme in functionelle Verbindung mit dem Geschlechtsapparate treten, ist oben (§ 254) erwähnt.

Die bei den Gasteropoden, wie bei andern Abtheilungen meist vereinzelt vorkommende Erscheinung der Spermatophorenbildung, ist bei der ganzen Classe der Cephalopoden die Regel geworden und erreicht hier ihren vollkommensten Grad. Im Allgemeinen stellt ein solcher Samenschlauch ein langes cylindrisches Gebilde vor, an welchem mehrere Hüllen zu unterscheiden sind. Der Inhalt wird nur zum Theile aus Samenmasse gebildet, denn in jedem Spermatophor findet sich noch eine eigenthümliche, den hinteren Abschnitt einnehmende Substanz, die wir als explodirende Masse bezeichnen können. Das Sperma wird von einer besonderen Hülle schlauchförmig umgeben und findet sich im vorderen Abschnitte des Spermatophors. Dahinter liegt das vordere, stempelförmige Ende eines langen, spiralig aufgewundenen Bandes, welches einen grossen Abschnitt des Spermatophors durchzieht und am hinteren Ende in die äusseren Hüllen übergeht. Die Substanz dieses Spiralbandes ist die explodirende Masse. Mit Wasser in Berührung gekommen, beginnt das Spiralband sogleich sich zu strecken und treibt den samenumschliessenden Abschnitt zum Vorderende des Spermatophors hervor.

Achter Abschnitt.

Tunicaten.

Allgemeine Uebersicht.

§ 299.

Indem wir der früher allgemein den Mollusken zugerechneten Abtheilung der Tunicaten den Werth eines besonderen Thierstammes zutheilen, setzen wir damit die bedeutenden Eigenthümlichkeiten der Organisation dieser Thiere in ihr Recht. Diese Eigenthümlichkeiten entfernen sie nicht nur gründlich von allen Classen der Mollusken, sondern auch von den übrigen Thierstämmen, wenn auch zugestanden werden muss, dass einige, freilich nur entfernte, Beziehungen zu manchen Würmern, den Enteropneusti, bestehen, und dass nicht minder verwandtschaftliche Verhältnisse mit niedersten Vertebraten unschwer zu erkennen sind. Auf diese Beziehungen wird bei jenen zurückzukommen sein, und hier sei nur bemerkt, dass der Mangel einer klar ausgesprochenen Metamerie des Körpers einen Anschluss an die Vertebraten nicht gestattet, wie auch immer Andeutungen einer Bildung von Folgestücken an einzelnen Körpertheilen bestehen mögen.

In der Lage der wichtigsten Organe und ihrem primitiven Verhalten prägen sich die Beziehungen zu den Vertebraten am deutlichsten aus. Das Nervensystem nimmt eine dorsale Lage ein. Darunter befindet sich der Darm, dessen vorderster Abschnitt zugleich als Athmungsorgan fungirt. Ein nur einer Abtheilung im ausgebildeten Zustande zukommender, bei anderen im Larvenstadium bestehender beweglicher Anhang des Körpers enthält das Stützorgan, welches mit dem primitiven Axenskelete der Vertebraten grosse Aehnlichkeiten besitzt. Als fernerer allgemeiner Charakter kann auch die hyaline Körperhülle gelten, die als »Mantel« oft eine bedeutende Mächtigkeit erreicht.

Die einzelnen Abtheilungen sind:

Copelata [1].

(Appendiculariae).
Oikopleura, Fritillaria.

---

1) Die vorgenommene Trennung in zwei Classen hat nach deren Bezeichnung den Besitz oder den Mangel eines Ruderschwanzes zur Grundlage. Ich habe das bei-

Acopa.

1) Ascidiae.
Simplices.
Cynthia, Phallusia, Molgula.
Sociales.
Clavellina.
Compositae.
Amarroecium, Botryllus.
2) Luciae.
Pyrosoma.
3) Cyclomyaria.
Doliolum.
4) Thaliadae.
Salpa.

Literatur.

HUXLEY, Observations on the structure of Salpa and Pyrosoma. Transact. Royal Soc. Lond. 1851. — VOGT, C., Recherches sur les animaux inférieures de la méditerranée. II. Mémoires de l'Institut de Genève. 1852. — GANIN, Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXV.

Copelata: GEGENBAUR, Zeitschr. f. w. Zool. VI. — HUXLEY, Further observations etc. Quarterly Journal of Microscop. sc. 1856. — FOL, H., Études sur les Appendiculaires. Mém. Soc. de physique et d'hist. nat. de Genève. XXI.

Ascidiae: SAVIGNY, Mémoire sur les animaux sans vertèbres. II. Paris 1816. — SCHALCK, De ascidiarum structura. Halae 1814. — MILNE-EDWARDS, Observations sur les ascidies composées. Paris 1841. — ESCHRICHT, Videnskab. Selsk. Abhandl. IX. 1842. — VAN BENEDEN, Mémoire sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mém. de l'academie royale de Belgique. T. XX. 1846. — METSCHNIKOFF, E., Ueber die Larven und Knospen von Botryllus. Bull. Acad. des Sc. de St. Pétersbourg. T. VI. — KROHN, A., Fortpflanzung von Botryllus. Archiv f. Naturgesch. 1869. — KOWALEVSKY, Entw. d. einf. Ascid. Mém. Acad. imp. de St. Pétersb. VII. Sér. X. — Derselbe, Ueber die Knospung der Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. X. — KUPFFER, C., Z. Entw. d. einf. Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. VIII. — HERTWIG, R., Zur Kenntnis des Baues der Ascidien. Jenaische Zeitschr. VII. — GIARD, A., Rech. sur les Asc. comp. Arch. de Zool. I. — LACAZE-DUTHIERS, H. DE, Les Asc. simples des côtes de France. Arch. d. Zool. III.

Luciae: KOWALEVSKY, A., Entw. von Pyrosoma. Arch. f. mikr. Anat. XI. — PANCERI, P., Gli organi luminosi dei Pirosomi. Atti del R. Accad. delle Sc. fis. e math. Napoli. V.

Cyclomyaria: KROHN, Ueber die Gattung Doliolum. Arch. Nat. 1852. — GEGENBAUR, Doliolum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854. — KEFERSTEIN u. EHLERS, Zoolog. Beiträge. Leipz. 1861.

Thaliadae: ESCHRICHT, Undersøgelser over Salperne. Kjöbenhavn 1841. — SARS, Fauna litoralis Norvegiae. I. — KROHN, A., Ann. sc. nat. III. VI. — MÜLLER, H., Zeitschr. f. w. Zool. IV. — SALENSKY, Embryonal. Entw. d. Salpen. Z. f. wiss. Zool. XXVII. — Derselbe, Ueber die Knospung der Salpen. Morphol. Jahrb. III.

---

behalten, ohne jedoch auf jenes Merkmal einen Werth zu legen, der ihm nicht zukommt; denn auch bei den Acopa besitzen die Larven mancher jenes Ruderorgan. Viel tiefer ist die Scheidung beider Abtheilungen nach dem Verhalten der Spiracula. Bei den Copelaten öffnen sich diese nach aussen. Bei den Acopen sind sie in einen Raum geöffnet, der aus einem Theile der Anlage der Copelaten-Spiracula hervorgeht. Das ist das wesentlichste Charakteristikum.

Körperform.

§ 300.

Die Körperform der Tunicaten erfährt in den einzelnen Abtheilungen so bedeutende Modificationen, dass diese Zustände, in ihren extremen Befunden betrachtet, kaum verwandt zu sein scheinen. Bei den Copelaten, den bis jetzt bekannten niedersten Tunicaten, bietet der Körper zwei Abschnitte dar, der eine enthält die wichtigsten Organe, indess der andere einen bedeutend verbreiterten und langen beweglichen Anhang, den Ruderschwanz, vorstellt. Den vorderen Körperabschnitt nimmt der Tractus intestinalis, sammt seinem zur Athemhöhle umgewandelten Abschnitte ein. Der Darm öffnet sich mit dem ventral gelegenen After nach aussen. Zwei Spalten durchbrechen von der Athemhöhle her die Körperwand. Im Ganzen herrscht eine bilaterale Symmetrie und demzufolge sind zwei Antimeren unterscheidbar. Der bei den Copelaten ventral angefügte Schwanztheil des Körpers setzt sich ziemlich scharf vom Vordertheile ab, und gewinnt dadurch mehr das Ansehen eines blossen Anhanges. Wie die früheren Stadien dieses Verhalten darstellen, muss abgewartet werden.

Eine diesem Zustande nahe stehende Form besitzen die Larven der Ascidien, bei denen der Schwanz einfach eine Verlängerung des aboralen Körperendes bildet, und darin scheint vielmehr ein ursprünglicher Befund sich auszusprechen. Ein ähnlicher Fortsatz kommt auch bei Jungen von Doliolum vor, wodurch auf eine allen Tunicaten gemeinsame Abstammung von solchen, mit einem schwanzartigen Körperabschnitte versehenen Formen hingewiesen wird. Bei Doliolum wird mit der Ausbildung des Schwimmvermögens durch Modification der Athemhöhle etc. das Ruderorgan rückgebildet. Bei den Ascidien geht die Freiheit der Bewegung unter Rückbildung des Ruderorgans verloren. Die ausgebildeten Thiere haben eine festsitzende Lebensweise angetreten. Bei grösserer Complication der Structur des Organismus erscheinen die äusseren Verhältnisse einfacher. Der schlauchförmige Körper bietet zwei einander genäherte Oeffnungen. Die Eingangsöffnung entspricht jener der Copelaten. Eine zweite Oeffnung führt in einen als Cloake erscheinenden Raum, der durch eine von den primären Athemspalten ausgehende Umbildung entstand. Diese Verhältnisse gelten auch für die höheren Abtheilungen, von denen die Cyclomyarier und Thaliaden als schwimmende, durch die Action ihrer Körperwand sich fortbewegende Organismen erscheinen. Der im Allgemeinen cylindrisch gestaltete Körper besitzt an einem Pole seiner Längsaxe die Eingangsöffnung, die aus der Cloake führende Oeffnung ist an den aboralen Pol gerückt.

§ 301.

Complicationen der äusseren Erscheinung der Tunicaten treten mit der bei ihnen sehr verbreiteten ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf,

welche **Thierstöcke** hervorgehen lässt. Die Sprossung bildet den Grundprocess. Er herrscht bei den Acopa. Bei manchen Ascidien sprosst vom Körper des ausgebildeten Thieres ein neues hervor, indem ersterer einen Ausläufer (Stolo) entsendet, der aus Formelementen des Ectoderms und Entoderms des Mutterthieres gebildet wird. Daraus differenzirt sich allmählich ein dem Mutterthiere gleichartiger Organismus. So entstehen Colonien von Ascidien (Ascidiae sociales). Bei Anderen erscheint dieser Vorgang in seine einzelnen Stadien zusammengezogen sehr frühzeitig, und dann sprosst an der Körperanlage einer Ascidie eine zweite hervor (Didemnum). Dadurch erscheinen zwei Personen mit einander verbunden. Hieraus leiten sich jene Zustände ab, in denen das festsitzende Junge eine Mehrzahl von Personen hervorgehen lässt (Botryllus). Es folgen sich hier mehrere Generationen, die alle aus Sprossung entstehen. Aus der ersten geht eine Knospe hervor, die wie bei Didemnum zwei Personen sprossen lässt, aus denen dann wieder je vier entstehen. Nach dem Untergange des Mutterthieres stehen die acht Sprösslinge durch die Cloake unter einander in Zusammenhang, und bilden eine rosettenförmige Gruppe. Solche und ähnliche Vorgänge produciren jene Thierstöcke, welche die A. compositae vorstellen. Die Vereinigung der einzelnen Gruppen geschieht durch ein dem Integumente angehöriges Gewebe, welches an den einzeln lebenden Personen den sogenannten »Mantel« (äusseren Mantel) darstellt.

Durch besondere Gruppirung bilden die Personen der Luciae zapfenförmige Stöcke. Die Wand des hohlen Zapfens wird von den ascidienartigen Personen und deren gemeinsamer Umhüllung gebildet. An der Aussenfläche des Zapfens finden sich die Eingangsöffnungen, denen gegenüber, in den Binnenraum des Zapfens mündend, die Auswurfsöffnungen stehen. Die Vermehrung der Personen des Stockes erfolgt durch Sprossung. Die Bildung neuer Thierstöcke wird durch die geschlechtliche Vermehrung vermittelt. Aus dem Eie entsteht ein Embryo, an welchem wieder vier Personen hervorsprossen. Sie bleiben vom Mantel des ersteren umhüllt, und repräsentiren nach ihrer Geburt einen neuen Thierstock.

Indem die aus einem Eie hervorgegangenen Personen bei den zusammengesetzten Ascidien niemals Geschlechtsorgane entwickeln, da diese vielmehr erst bei den durch Sprossung entstandenen Personen sich bilden, ergibt sich hier die als Generationswechsel bekannte Erscheinung.

Was bei den Ascidien vom Körper ausgehende Fortsätze leisten, besorgt bei den Cyclomyariern und Thaliaden ein besonderes Organ: der **Keimstock** (Stolo prolifer). Er besteht auch bei den Luciae, aber in geringerer Leistungsfähigkeit. Bei den Cyclomyariern erscheint er als ein meist von der dorsalen Körperfläche nahe an der Auswurfsöffnung entspringender Fortsatz; bei den Salpen wie bei den Pyrosomen entsteht er ventral, und bietet nur anfänglich übereinstimmende Momente dar, um, anstatt nach aussen vorzusprossen, auf verschiedene Weise sich innerhalb eines meist in der Nähe des Darmes gelegenen Hohlraumes zu lagern. Auch in seiner Beziehung zur Knospung verhält sich der Keim-

stock der Salpen verschieden von jenem bei Doliolum. Bei letzterem sprossen am Keimstocke reihenweise angeordnete, zuweilen sogar dimorphe Knospengenerationen, welche mit dem Keimstocke durch kurze Fortsätze im Zusammenhange stehen. Bei den Salpen entstehen gleichfalls am Keimstocke Sprossen, aber jede derselben umfasst mit ihrer Basis die Hälfte des Umfangs des ersteren, so dass bei der Bildung von zwei Reihen solcher Sprossen, das Material des Keimstockes selbst in den Körper der letzteren übergeführt wird. Die Reife der kettenförmig unter einander verbundenen jungen Sprösslinge (Fig. 205. *n*) geht demzufolge mit einer Auflösung des betreffenden Keimstockabschnittes einher.

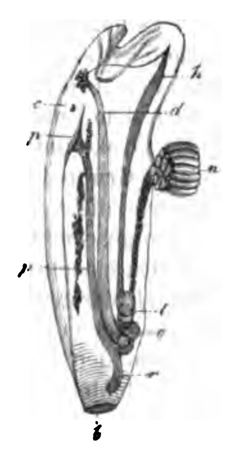


Fig. 206. Ungeschlechtliche Form von Salpa pinnata (solitäre Form). *n* Nach aussen tretende Embryonenkette.

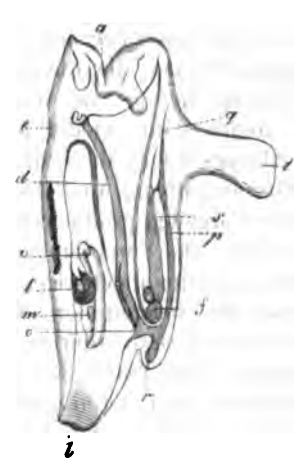


Fig. 207. Geschlechtliche Form von Salpa pinnata (Kettenform). *t* Verbindungszapfen. *a* Eingangsöffnung. *b* Auswurfsöffnung. *c* Ganglion. *d* Kieme. *f* Herz. *h* Bauchfurche. *r* Leberschlauch. *s l m* Embryo mit Embryonalorganen. (Beide Figuren nach C. Vogt.)

Diese Einrichtung führt zu einem »Generationswechsel«, indem die mit solchen Keimstöcken ausgestatteten Formen stets geschlechtslos bleiben. Aus der Vergleichung der hier stattfindenden Vorgänge mit jenen bei Ascidien ergeben sich in jenen Keimstöcken proliferirende Ausläufer, ähnlich wie bei den Ascidiae. Ein solcher Ausläufer ist hier auf eine bestimmte Körperstelle beschränkt. Bei Pyrosoma ist ein in den Mantel gerichteter Keimstock vorhanden, an dem je nur eine einzige Knospe sich bildet; daneben bestehen noch Geschlechtsorgane. Es kann also nicht daran gedacht werden, dass der Keimstock zum Geschlechtsapparat gehört. Bei den Salpen und Doliolum bilden die Keimstöcke im Gegensatze zu Pyrosoma reiche Generationen von Knospen. Damit trifft aber der Mangel des Geschlechtsapparates zusammen, der als rückgebildet zu betrachten sein wird. Diese sexuelle Rückbildung ist aus der Entfaltung des reichen Sprossungsprocesses am Keimstocke ableitbar. Bei den Salpen sind die Abkömmlinge der ungeschlechtlichen Generation stets

geschlechtlich entwickelt, und so entsteht eine reine »alternatio generationis«, indess bei Doliolum die ungeschlechtliche Fortpflanzung erst nach mehrfachen keimstocktragenden Generationen erschöpft wird. Dennoch nähert sich das Verhalten der Cyclomyarier mehr der ursprünglichen Ascidienknospung; sowohl durch den äusserlichen Keimstock, als durch die Art der Verbindung der Sprossen mit dem Keimstocke. Der innere Keimstock der Salpen dagegen entfernt sich ebenso durch seine Lagerung von dem Ausgangspunkte, wie durch den Verbrauch des Keimstockmaterials durch die Sprossen.

Integument.

§ 302.

Die Körperhülle der Tunicaten wird im primitivsten Zustande durch eine aus dem Ectoderm gebildete Zellenschichte vorgestellt. Sie beharrt in diesem Befunde bei den Copelaten, bei denen sie sogar, wenigstens theilweise, die Körperwand zu repräsentiren scheint. Die abgeplatteten Zellen bilden hier eine einzige Lage. Dieses einfache Verhalten macht in den höheren Abtheilungen einer Complication Platz, indem es sich nur vorübergehend in früheren Entwickelungsstadien vorfindet. Eine von den Zellen des Ectoderms abgesonderte Schichte bildet eine den Körper umschliessende, als »Mantel« bezeichnete Hülle. Diese Erscheinung ist nicht gänzlich unvermittelt, denn es ist bei manchen Copelaten bereits ein Vorläufer dazu nachzuweisen. Die Zellen in der Umgebung der Eingangsöffnung erreichen nämlich bedeutende Dimensionen und secerniren eine schleimige, aber mit der Bildungsstätte zusammenhaftende Substanz, welche, in bedeutender Menge gebildet, allmählich ein den Körper mehr oder minder vollständig umgebendes, napfförmiges Gebilde von relativ beträchtlichem Umfange vorstellt. Es ist von älteren Forschern als »Haus« beschrieben worden, und fungirt als Schutzorgan des Körpers (Oikopleura).

Die hier nur an einer beschränkten Stelle der Körperoberfläche sich äussernde secretorische Thätigkeit ist bei den übrigen Tunicaten auf die gesammte Oberfläche ausgedehnt. Ihr Product bildet den äusseren Mantel, der in seinen einfachsten Befunden den Cuticularbildungen sich anschliesst. Indem vom Ectoderm her Formelemente in ihn eintreten, reiht sich das damit entstandene Gewebe den Bindesubstanzen an. Diese anfänglich homogene Schichte wird damit zu einer Intercellularsubstanz. Die in ihr befindlichen Zellen bieten sehr verschiedene Verhältnisse. Häufig erhält dieser Mantel das Uebergewicht über alle anderen Organe, und zeigt sich bei einer gewissen Rigidität auch als Stützorgan für die umschlossenen Theile. Die Consistenz dieser Hülle variirt von gallertiger Weichheit bis zu knorpelartiger Härte. Sie ist meist glasartig durchscheinend, bei Ascidien nicht selten auf mannichfache Art gefärbt. Complica-

tionen der Mantelstructur entstehen durch Blutgefässe, die ihn bei manchen Ascidien (Phallusia) in grosser Anzahl durchsetzen. Eigenthümlich ist die Umbildung des Mantels zu zwei nach Art der Lamellibranchiaten-Schale beweglichen Klappen, die sich zu öffnen und zu schliessen im Stande sind (Chevreulius). Bei den Stöcke bildenden Formen ist diese Mantelschichte allen Personen gemeinsam, indem sie dieselben zusammen umschliesst.

Während mit der Mantelbildung die Differenzirung anderer Organe des Integumentes zurückgedrängt wird, kommt es bei den Copelaten zur Bildung von mancherlei anderen Integumentalorganen, einzelligen Drüsen, haarartigen Fortsätzen etc. — Aus dem Ectoderm geht auch ein Zellenhaufen hervor, der paarig in der Nähe der Eingangsöffnung gelagert bei den Pyrosomen das Leuchtorgan vorstellt.

Hertwig, O., Ueber den Bau und die Entwickelung des Tunicatenmantels. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.

Skelet.

§ 303.

Bei der Mehrzahl der Tunicaten fungirt der Mantel durch seine Rigidität als Stützorgan des sonst weichen Körpers. Ausserdem treffen wir aber noch ein besonderes Organ von grösserer morphologischer Wichtigkeit. In dem schwanzartigen Ruder der Appendicularien besteht nämlich ein bis zum Vorderkörper des Thieres sich fortsetzendes Axenorgan. Es wird aus Zellen gebildet, die einen von continuirlicher Scheide umgebenen, ziemlich resistenten, aus homogener Substanz bestehenden Strang abscheiden, dem sie später noch in Resten auflagernd getroffen werden. Dieser Strang wirkt durch seine Elasticität, indem er den durch die Muskelaction bewegten Ruderschwanz in seine frühere Stellung bringt. Ein solches Axenorgan (Fig. 208 *ch*) erhält sich bei allen jenen Tunicatenlarven, welche den beweglichen Ruderschwanz besitzen, somit bei Ascidien und Cyclomyariern. Mit dem Schwanze geht es verloren. Seine Lagerungsbeziehungen lassen in der Chorda dorsalis der Wirbelthiere ein Homologon erkennen, wir dürfen daher auch dieses Gebilde als Chorda bezeichnen.

Muskelsystem.

§ 304.

Die Verbreitung der Muskulatur ergibt unter den Tunicaten sehr verschiedene Verhältnisse. Die Copelaten besitzen nämlich nur am Ruderschwanze eine ausgebildete Muskelschichte mit longitudinalen Zügen. Sie zerfällt in ein verschieden breites dorsales und ein ventrales Band, von beiden genannten Seiten her die Chorda bedeckend. Am vorderen, die Eingeweide bergenden Abschnitte des Körpers fehlen Muskeln gänzlich.

Unter den Ascidien bildet die Muskulatur einen unterhalb der Ectodermschichte liegenden Schlauch, der bei Cynthia in mehrere durch den Faserverlauf unterscheidbare Lagen gesondert ist. Bei andern ist die Muskelschichte schwächer, aus sich durchkreuzenden Zügen zusammengesetzt (A. compositae). Den Pyrosomen kommen nur um die Ein- und Ausgangsöffnung des Körpers Muskeln zu. In einzelne isolirt verlaufende Ringbänder ist die Muskulatur bei Cyclomyariern aufgelöst, und bei den Salpen bildet sie gleichfalls Reifen, die aber theilweise unter einander in Zusammenhang stehen. Diese Reifenbildung entspringt der Differenzirung einer anfänglich continuirlichen Muskelschichte. In dieser auftretende Lücken werden allmählich grösser, woraus die Auflösung der Schichte in die einzelnen Reifen hervorgeht. An Eingangs- und Auswurfsöffnung erscheint die Muskulatur auch bei den Ascidien in vorwiegend ringförmiger Anordnung und hat die Bedeutung eines Sphincter.

Die Formelemente der Muskulatur sind quergestreift.

Nervensystem.

§ 305.

Der centrale Apparat dieses Organsystems besitzt bei allen Tunicaten eine dorsale Lage und geht, nach den bei Ascidien und Salpen bekannt gewordenen Verhältnissen, aus einer Differenzirung des Ectoderms hervor. In den allgemeinen Beziehungen der Lage ergeben sich Uebereinstimmungen mit niederen Würmern. Die Einsenkung des Ectoderms bildet einen eine Zeit lang offenen Schlauch, der sich abschnürt und bei Ascidienlarven (Molgula) in einen auf den Schwanz sich erstreckenden Strang fortsetzt (Fig. 208. *n*). Ein Centralcanal durchsetzt den letzteren,

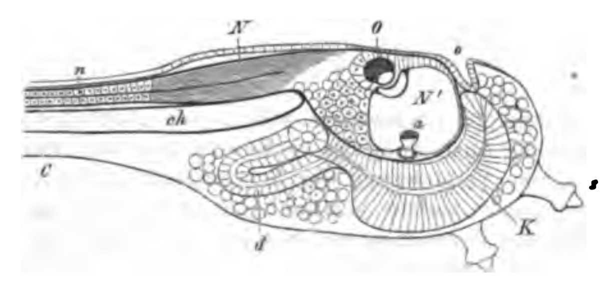


Fig. 208. Ascidienembryo mit nur einem Theile des Schwanzes *C*. *N* Nervencentrum, vorne eine Höhle N' bildend, hinten in *n*, einen Nervenstrang, fortgesetzt. *O* Auge. *a* Gehörorgan. *K* Anlage der Kiemenhöhle, *d* des Darmes, *o* des Mundes. *ch* Chorda. (Nach Kupffer.)

und ist in die grössere vordere Masse (*N*) verfolgbar. Eine Scheidung der letzteren in drei aufeinander folgende, durch ungleiche Verdickung der Wand des Schlauches gebildete Abschnitte, davon der vordere bei Ascidien und Salpen mit der Genese des Sehorgans in Zusammenhang

steht, ist auch bei den Copelaten angedeutet, bei denen die bei Ascidienlarven gegebene Anlage eine weitere und bleibende Ausbildung erfährt. Wir treffen dann das Nervensystem aus einem vorderen länglichen Ganglion (Fig. 209. *n*) gebildet, welches drei Anschwellungen aufweist (App. flagellum), nach hinten in einen Strang (*n'*) zur Basis des Schwanzes sich fortsetzt, und längs desselben bis zum Ende der Chorda verläuft. An der Basis des Schwanzes liegt eine Ganglienanschwellung im Verlaufe des Stranges, und dieser folgen noch zwei andere (A. furcata). Die erstere scheint die constantere zu sein. Diesen, wie bei Ascidien hervorgeht, in der Anlage continuirlichen Apparat werden wir als Centralorgan beurtheilen müssen, zumal er bei Copelaten vom vordern Ganglion bis zum Ganglion an der Schwanzbasis einen Canal einschliesst. Die centralen Elementartheile sind aber nicht gleichmässig vertheilt, sondern bilden eben die Ganglien, zu welchen sich die übrigen Strecken des Stranges als Längscommissuren verhalten. Die Fortsetzung des Nervenstammes am Schwanze liegt links von der Chorda, wenn man die beiden Flächen des Schwanzes, wie die Beziehung zum übrigen Körper verlangt, als dorsale und ventrale deutet. Diese Asymmetrie kommt bei Ascidienlarven erst später oder gar nicht zur Ausbildung, so dass ein dorsal verlaufender Nervenstrang als primitiver Zustand angenommen werden darf. Die Form dieses Nervencentrums ist demnach eine höchst beachtenswerthe, die bei keiner andern Abtheilung der Wirbellosen repräsentirt ist, da bei diesen alle Fortsetzungen der centralen Organe ventralwärts stattfinden.

Peripherische Nerven treten vom vordern Ganglion ab, seitlich um die Eingangsöffnung der Kiemenhöhle sich verzweigend. Andere treten nach hinten zu der Spiracula. Am Schwanze gehen von den Ganglien Nerven ab, wie auch bei Ascidienlarven solche am Caudalstrange beobachtet sind, und terminal trifft sich eine allmähliche Verzweigung.

§ 306.

Die Rückbildung des Schwanzes oder dessen gänzliches Fehlen ruft im Connexe mit der Ausbildung der vorderen Körpertheile durch die Kiemenentfaltung eine Veränderung des Nervencentrums hervor. Bei den Ascidien scheint der caudale Abschnitt sammt dem Nervenstamme zu schwinden und bei Pyrosomen und Salpen beschränkt sich die Anlage nur auf den vorderen Theil, der um so voluminöser sich darstellt. Die noch bei Salpen bestehende Anlage dreier blasenartiger Abschnitte weicht einer einheitlichen Gangliennmasse. Die Ascidien besitzen dieselbe zwischen Eingangs- und Auswurfsöffnung (Fig. 210 *n*), und die homologe, dem Rücken zugehörige Stelle besitzt es auch bei den übrigen Acopa. Während der Abgang peripherischer Nerven bei den Ascidien sich mehr auf den vorderen und hinteren Abschnitt des nicht selten länglichen Ganglions beschränkt, treten bei den Cyclomyariern und Pyrosomen auch von den

Seiten Nervenäste ab, und bei den Salpen strahlt das Ganglion ringsum zahlreiche Nerven aus.

Die Anordnung des ganzen Apparates entfernt sich weit von dem der höheren Würmer, der Gliederthiere und Mollusken, um erst bei den Vertebraten wieder Anschlüsse erkennen zu lassen, welche dort hervorzuheben sind.

Sinnesorgane.

§ 307.

Als Sinneswerkzeuge indifferenter Natur, vielleicht dem Tastsinne dienend, sind im Integumente mancher Tunicaten (Salpa) Nervenenden darstellende Zellen beschrieben. Von solchen Zellen erstrecken sich fadenförmige Fortsätze nach der Oberfläche, z. B. an die Zacken der Eingangsöffnung von Doliolum, und an den Rand derselben Oeffnung der Salpen. Die vielen Ascidien zukommenden Fortsatzbildungen, welche um die beiden Körperöffnungen stehen, sind wohl ebenfalls Träger von solchen Sinnesorganen.

Ein differenzirteres Sinnesorgan ist die sogenannte Flimmergrube, welche an der der Kiemenhöhle zugekehrten Fläche des Ganglions sich bildet (Salpen, Pyrosomen) und bei allen Tunicaten mit dem Nervencentrum in einem sehr frühzeitig gewonnenen Zusammenhang bleibt, wenn sie auch etwas vor dem Ganglion sich lagert. Durch Erhebung der Ränder dieser der Athemhöhle zugekehrten Grube kommen mancherlei, sogar gestielte Formen zu Stande, und Buchtungen der Grube rufen Modificationen anderer Art hervor. Die Bedeutung dieses mit Geisselzellen ausgekleideten Organes dürfte die eines Riechorganes sein, oder doch eines Organes, dem die Prüfung des in die Athemhöhle gelangenden Wassers zukommt.

Mit grösserer Bestimmtheit sind Sehorgane zu unterscheiden. Sie sind sowohl bei Larven von Ascidien, wie bei Pyrosomen und bei Salpen beobachtet. Sie entstehen in dem vorderen blasenartig erweiterten Theile des Centralnervensystems (Fig. 208 *N'*) und zwar am dorsalen Abschnitte der Wand dieser Blase. Eine in die Wand eingesenkte dunkle Pigmentmasse trägt einen halbkugeligen lichtbrechenden Körper, über den noch ein zweiter gestülpt ist. In der Umgebung der Pigmentmasse sind die Zellen radiär zu ihr angeordnet und repräsentiren so einen zum Auge gehörigen Abschnitt des Centralnervensystems (z. B. A. mentula, Fig. 208 *O*). Wahrscheinlich sind Fortsätze jener radiären Zellen in die Pigmentmasse eingesenkt, und gegen den dieser aufsitzenden lichtbrechenden Körper gerichtet. Bei den Pyrosomen erscheint das Sehorgan wie ein Abschnitt des Ganglions, ein pigmentumhüllter Vorsprung. An einer pigmentfreien Stelle des letzteren liegt gleichfalls ein mehrschichtiger lichtbrechender Apparat.

Obschon ebenfalls dem Ganglion aufsitzend erscheint das Auge der Salpen bedeutender erhaben, und dabei in mehrfache Abschnitte gesondert. Ob hier derselbe Typus vorliegt, wie bei den Larven der Ascidien ist noch nicht sichergestellt.

Hörorgane sind bei den Copelaten, Cyclomyariern und manchen Ascidienlarven bekannt. Bei ersteren liegt ein mit einem Otolithen ausgestattetes Bläschen der linken Seite des vorderen Ganglions angeschlossen, und hat an seiner Wandung feine, den Otolithen fixirende Härchen erkennen lassen. Gleichfalls linkerseits aber in grösserer Entfernung vom Ganglion liegt ein solches Bläschen bei einer Generation der Cyclomyarier. Ein Nerv tritt vom Ganglion an das Bläschen heran. Bei Ascidienlarven ist in dem die Augenanlage bergenden Binnenraume des Ganglions gleichfalls das Vorkommen eines Otolithen beobachtet, der durch feine Härchen getragen wird (Fig. 208 *a*).

M. Ussoff, Beitr. z. Kenntniss der Organisation der Mantelthiere. Bericht der K. Ges. der Freunde der Naturforschung. Moskau 1876. (Russ.)

Darmcanal.

§ 308.

Dieses Organsystem bildet den für den Tunicatenstamm eigenthümlichsten Theil des Körpers, der gegen die meisten übrigen Abtheilungen des Thierreiches eine scharfe Grenze ziehen lässt. Jene Eigenthümlichkeit liegt in der Ausbildung der vordersten Darmstrecke zu einem Athemorgane, ähnlich wie wir es bei den Enteropneusten unter den Würmern sahen. Das aufgenommene Wasser führt also nicht blos Nahrungsstoffe herbei, sondern dient auch zur Respiration, wobei es durch besondere, die Wand dieser Darmstrecke durchbrechende Oeffnungen (Spiracula) seinen Ausweg findet. Dabei bestehen eigenthümliche, die Zuleitung der in die Athemhöhle eingetretenen Nahrungsstoffe zu dem Anfange des eigentlichen Darmrohrs fördernde Einrichtungen. Die Anlage des gesammten Darmes erfolgt durch das Entoderm, welches jedoch zuerst nur die Anlage des respiratorischen Abschnittes vorstellt, von dem aus erst secundär der eigentliche Darm hervorsprosst. Wir betrachten daher diese beiden Abschnitte des ursprünglich einheitlich angelegten Darmcanals gesondert von einander, zumal bedeutende Modificationen der Athemhöhle auch auf die Körperform modificirend einwirken.

Respiratorische Vorkammer (Kiemenhöhle).

§ 309.

Die einfachsten, bei den Copelaten bestehenden Einrichtungen müssen zum Ausgangspunkte dienen. Die einer Mundöffnung homologe Eingangsöffnung (Fig. 209 *o*) nimmt den vordersten Körpertheil ein, und

führt in einen rasch sich erweiternden, auf dem Querschnitte dreieckig gestalteten Raum (*k*). Die breitere Ventralfläche ist abwärts etwas vorge-

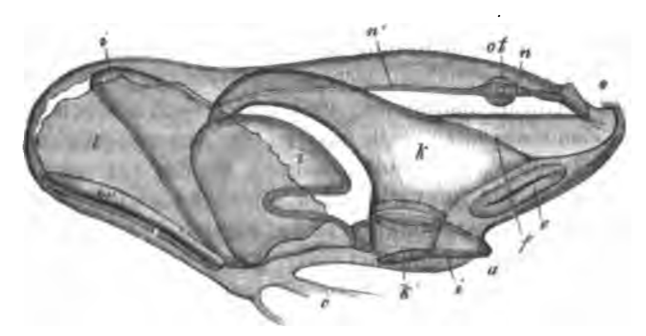


Fig. 209. Eine **Appendicularia** in seitlicher Ansicht. *n* Nervencentrum. *n'* Nervenstrang. *ot* Otocyste. *o* Eingangsöffnung. *k* Athemhöhle. *e* Bauchrinne. *f* Flimmersaum. *i* Darm. *a* After. *k'* Spiraculum. *t* Hoden. *ov* Ovar. *c* Anfang des Schwanzes. (Nach H. Fol.)

buchtet, so dass zu ihren Seiten zwei Rinnen sich bilden. Diese senken sich je nach einem röhrenförmigen Fortsatze hin, welcher ventralwärts die Körperwand durchbricht (*k'*), und eine Kiemenöffnung (Spiraculum) vorstellt. Die dorsale Fortsetzung der Athemhöhle verlängert sich ohne scharfe Abgrenzung in den Anfang des eigentlichen Darmes (*i*).

Die beiden zur Ausleitung des Wassers dienenden Kiemenöffnungen sind cylindrische Röhren, die aus einer Ausstülpung der die Athemhöhle bildenden Wandung und einer ihr entgegenkommenden Einstülpung der äusseren Körperwand hervorgehen. Ein Ring von Wimperzellen hält die Röhren besetzt, und erzeugt einen Wasserstrom, der, willkürlich, bald von dem Munde durch die Athemhöhle und die Spiracula nach aussen, bald in umgekehrter Richtung von aussen durch die Spiracula und den Pharynx nach dem Munde bewegt wird. Mund und Spiraculum dienen somit hier sowohl als Eingangs- wie als Auswurfsöffnung für das Wasser.

An der ventralen Fläche der Athemhöhle findet sich eine tiefe, mit schmaler Spalte gegen die Athemhöhle geöffnete Rinne, die **Bauchrinne** (*e*). Vorne gehen zwei den Eingang der Höhle umziehende und dorsalwärts tretende Wimperstreifen (*f*) davon aus, welche Bildungen sämmtlich mit der Nahrungsaufnahme in Connex stehen.

§ 310.

Die Anlage der Kiemenhöhle oder des Kiemendarmes lässt bei den Acopa hochgradige Differenzirungen ausgehen, welche mit dem Verhalten der Copelaten im Einklange stehen. Wie bei diesen zwei Aussackungen sich bildeten, welche erst secundär durch Einwachsen des Ectoderms nach aussen in Communication treten, so entstehen bei den Ascidien zwei laterale Schläuche durch Abschnürung von dem Kiemendarme. Sie

communiciren eine Zeit lang mit dem letzteren, sondern sich alsdann von ihm, und umwachsen dorsalwärts sich ausbreitend die Wandung desselben, bis sie sich unter einander vereinigen. Damit findet sich um die Kiemenhöhle ein vom Lumen jener Schläuche gebildeter Raum, der Peribranchialraum (Perithorakalraum der Autoren). Eine Einsenkung der Oberfläche des Leibes nähert sich der Verbindungsstelle der beiden Hälften des Peribranchialraumes, und bildet nach geschehenem Durchbruch eine Communication nach aussen, die Auswurfsöffnung. Ventral persistirt die Trennung der beiden Räume. Mit der Vereinigung der beiden, die Kiemenhöhle umwachsenden Schläuche und der äusseren Einsenkung wird auch die Afteröffnung in den Bereich dieses Raumes gezogen. Dieser Abschnitt bildet dann die Cloake (Fig. 210. *cl*). In der Wandung der Kiemenhöhle entstehen Durchbrechungen nach dem Peribranchialraum, Kiemenspalten, welchen somit eine ganz andere Bedeutung zukommt, als den beiden primären Spiracula.

Allmählich bildet sich die ganze Wandung der Athemhöhle zu einem Gitterwerk um, dessen feine, in Reihen geordnete Spalten von Wimpern umsäumt sind. In den Stäben des Gitterwerks verlaufen Blutbahnen. Das durch die Eingangsöffnung einströmende Wasser tritt durch die Spalten in den durch das Auswachsen der vorerwähnten Schläuche gebildeten Peribranchialraum, von wo es zur Cloake, und von da zur gemeinschaftlichen Auswurfsöffnung geleitet wird. Bei den zusammengesetzten Ascidien sind die Auswurfsöffnungen einer Anzahl von Individuen zu einer gemeinsamen Höhle vereinigt, so dass jede dieser Thiergruppen eine einzige im Centrum gelegene, von den Eingangsöffnungen umgebene Auswurfsöffnung besitzt.

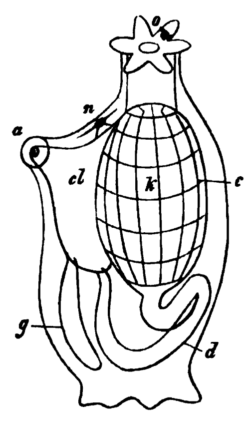


Fig. 210. Schema einer Ascidie. *o* Eingangsöffnung. *k* Kiemenhöhle. *c* Bauchrinne. *n* Ganglion. *d* Darm. *cl* Cloake. *g* Geschlechtsorgan.

Der Eingang in die Athemhöhle wird besonders bei den Ascidien von Tentakelbildungen umgeben, die theils äusserliche Fortsätze vorstellen, theils entfernter vom Eingange angebracht sind, und gegen die Oeffnung gerichtet werden können. Das Gitterwerk der Kieme bietet theils in der Anordnung der es zusammensetzenden Stäbe, theils in der Form und Zahl der Spaltenreihen ausserordentliche Verschiedenheiten, sowie auch Vorsprünge mannichfacher Art, die bald leistenförmig, bald in Form von Papillen von ihm ausgehen, und durch anastomosirende Fortsatzbildungen zahlreiche Complicationen hervorrufen. Am auffallendsten sind die bei Ascidien und Pyrosomen vorkommenden zungenförmigen Fortsätze (»Languets«), welche in einer dorsalen Längsreihe stehen. Ihnen gegenüber liegt die bereits oben erwähnte »Bauchrinne«.

Die Kiemenhöhle der Ascidien ist nach dem Geschilderten ein bezüglich des Baues seiner Wandung von jenem der Appendicularien sehr verschiedenes Organ, das erst in Folge zahlreicher Umformungen sich bildete.

Dasselbe gilt im Wesentlichen für die übrigen Acopa. Die sonst den Ascidien sehr nahe stehenden Pyrosomen zeigen die aborale Lage der Cloakenöffnung in Zusammenhang mit der Anordnung der einzelnen Personen in den einen hohlen Zapfen darstellenden Stöcken. Die in der Wandung eines solchen Zapfens vertheilten Einzelthiere ragen mit der Eingangsöffnung an der Aussenfläche vor, indess die Cloaken in die Höhlung des Zapfens sich öffnen, dessen an einem Ende angebrachte Ausmündung somit als gemeinsame Oeffnung sämmtlicher Cloaken fungirt.

Bei den Cyclomyariern bietet der im ausgebildeten Zustande tonnenförmige Körper einen weiten Binnenraum dar. Die schräg diesen Raum durchsetzende Kieme, eine von Spaltenpaaren durchbrochene Membran, theilt diesen Binnenraum in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Der vordere ist die Kiemenhöhle, in welche die Eingangsöffnung führt, der hintere Raum, gegen welchen auch die Eingeweide von der Leibeswand her vorragen, stellt die Cloake vor, und entspricht dem bei den Ascidien um die primitive Kiemenhöhle her eingewachsenen Raume. Aehnlich verhalten sich die Salpen. Die Kieme ist jedoch hier vollständiger von der Wand der Kiemenhöhle abgelöst und stellt einen vorne von der Dorsalwand der Athemhöhle schräg nach hinten zur ventralen Wand ziehenden Balken vor (Fig. 212 *br*), zu dessen beiden Seiten die Athemhöhle mit dem hinteren eine Cloake repräsentirenden Raume in weiter Communication steht. Die hiervon ausgehende Auswurfsöffnung erscheint mehr in dorsaler Lage, nicht selten röhrenförmig verlängert (Fig. 212 *b*). Bei der hier bestehenden Reduction der Kieme auf jenen Balken kommt es nicht zur Ausbildung von Kiemenspalten, und das in die Kiemenhöhle aufgenommene Wasser strömt seitlich an dem medianen Kiemenbalken vorüber in die Cloakenhöhle.

Die Wasseraufnahme und die Entfernung des Wassers aus dem Körper steht bei Cyclomyariern wie Thaliaden in enger Beziehung zur Locomotion. Diese ist also hier an die Athmung geknüpft, wobei die Lage der Eingangs- und Auswurfsöffnung von Belang wird. Das vorne aufgenommene Wasser wird, nachdem es die Athemhöhle passirte, zur aboral gelegenen Auswurfsöffnung durch die Action der Muskelreifen der Körperwand ausgetrieben, und jeder ausgetriebene Strom wirkt als *vis a tergo*, und bewegt den Körper stossweise vorwärts.

In dem Verhalten der Kiemenspalten tritt bei den Acopa eine wohl beachtenswerthe Erscheinung hervor, die nur bei den Salpen durch die dort bestehenden Eigenthümlichkeiten verwischt ist. Es ist die Anordnung dieser Spalten, die als metamere Gebilde auftreten. Zwei Reihen querer Durchbrechungen bilden sie bei Doliolum,

und auch bei Pyrosomen und Ascidien ist ihre transversale Anordnung wahrnehmbar, wenn auch bei den letzteren mehrere oder viele Spalten einer Querreihe zukommen. Aeussert sich dieses Verhalten zwar nur am Darme, oder einer Strecke desselben, so kann doch in ihm ein Zustand erkannt werden, der für die Deutung dieser Erscheinung als einer Metamerie von Belang ist. Er zeigt sie uns hier ohne Betheiligung des Gesammtorganismus, und lässt verstehen, wie unter bestimmten Bedingungen auch andere Körpertheile daran theilnehmen mögen.

§ 311.

Die nahe Verwandtschaft der Organisation aller Tunicatenabtheilungen findet einen ferneren Ausdruck in dem Bestehen besonderer, der Athemhöhle zukommender Organe, die mit der Ernährung des Thieres in Zusammenhang stehen. Es sind das die Bauchrinne und die Wimperstreifen. Die Bauchrinne (Hypobranchialrinne) (Fig. 211 *B n*), auch

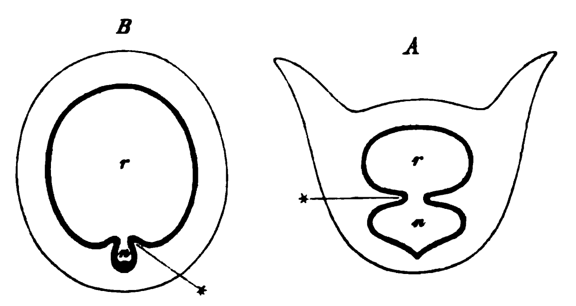


Fig. 211. Schematische Darstellung des Verhaltens der Kiemenhöhle zur Bauchrinne. *A* bei Balanoglossus. *B* bei Tunicaten. *r* Kiemenhöhle. *n* Bauchrinne. * Bauchfalten.

als Endostyl bezeichnet, ist eine in der ventralen Medianlinie der Kiemenhöhlenwand befindliche, vorspringende Ränder (*) (Bauchfalten) besitzende Rinne, welche an ihrem vorderen wie hinteren Ende in eine blinde Buchtung ausläuft. Die Wände der bei Salpen anfänglich sehr breiten, später wie bei den Uebrigen schmalen Rinne senken sich nicht gleichmässig in die Tiefe, sondern bilden in den einzelnen Abtheilungen sich verschieden verhaltende Vorsprünge, die man sich als Längsleisten parallel mit der Rinne zu denken hat. Dazwischen sind mehr oder minder tiefe Furchen vorhanden, so dass die Contur der Rinne auf dem Querschnitte jederseits durch eine mehrfach gebogene Linie dargestellt wird. Das Epithel der Kiemenhöhle zeigt schon am freien Rande der Rinne bedeutende Modificationen an. Die Zellen bilden vorspringende Längswülste. Im Grunde der Rinne, zwischen den beiden am tiefsten eingebetteten Wülsten finden sich Zellen mit längeren Wimperhaaren besetzt, welche sogar bis in die Kiemenhöhle vorragen können. Die Copelaten verhalten sich bezüglich dieses Organs am einfachsten. Bei manchen besteht nur

ein einziger Zellenwulst. Zwei sind bei Doliolum bekannt. Drei kommen mit anderen Complicationen bei Ascidien und Salpen vor. Die Ränder der Rinne liegen in der Regel aneinander, so dass die Rinne bis auf eine Stelle am vordersten Ende geschlossen ist. An dieser Stelle beginnen die den Eingang der Kiemenhöhle umziehenden Wimperstreifen. Es sind mit cilientragenden Zellen besetzte seichte Furchen, welche, dorsalwärts verlaufend, entweder zum Oesophagus ziehen (Copelata), oder in der Nähe des grossen Ganglions in eine Spiraltour auslaufen (Doliolum), oder in einer wimpernden Grube enden (Salpen). Eine ähnliche Sonderung des vordersten Abschnittes des Tractus intestinalis bestand bei den Enteropneusti (Fig. 211. *A*). Zwei Längsfalten (*) scheiden diesen Theil in einen respiratorischen (*r*) und einen nutritorischen (*n*). Der letztere scheint der Bauchrinne der Tunicaten verglichen werden zu dürfen, die anfänglich gleichfalls einen viel ansehnlichern Abschnitt vorstellt.

Die Function der Bauchrinne ist die eines Drüsenorgans. Die Zellenwülste sondern eine schleimige Substanz ab, welche durch die Cilien des Rinnengrundes nach vorne zum Ausgange der Bauchrinne bewegt, und von da längs der Wimperstreifen weiter befördert wird. Indem die Schleimmassen fetzenartig von den Wimperstreifen ins Lumen der Kiemenhöhle einragen, gerathen mit dem Wasser aufgenommene Nahrungspartikel in sie, und werden mit ihnen zu einem in den Oesophagus tretenden Strange geformt. Da auch die freien Ränder der Bauchrinne mit Cilien besetzt sind, und eine Wimperreihe sich bis zum Oesophagus verfolgen lässt, wird auch aus der Spalte der Rinne vortretender Schleim von den Wimpern erfasst und mit den ihm anhaftenden Nahrungspartikeln zum Oesophagus geleitet. Die Bauchrinne secernirt also Schleim, der die im Wasser suspendirten Nahrungstheile aufzufangen hat, und mit diesen durch die Wimperstreifen zum Oesophagus befördert wird. Die gesammte Vorrichtung hat somit eine nutritorische Bedeutung.

H. Fol, Ueber die Schleimdrüse etc. der Tunicaten. Morph. Jahrb. I. S. 222.

Darm.

§ 312.

Im Grunde des zur Kiemenhöhle modificirten vordersten Abschnittes des gesammten Tractus intestinalis beginnt der ausschliesslich der Ernährung dienende Darm. Er lässt meist mehrere Abschnitte durch Verschiedenheit der Weite erkennen. Ein vorderer, meist engerer Theil bildet einen Oesophagus, der bei Copelaten trichterförmig beginnt. Ein zweiter, meist weiterer Abschnitt wird als Magen aufgefasst, und entspricht einem Mitteldarm. Er ist bei Ascidien durch zahlreiche Falten und pfeilerförmige Vorsprünge der Wand in zahlreiche kleinere Räume geschieden, bei den Copelaten mit einer blindsackartigen Ausbuchtung versehen. Solche Ge-

bilde bestehen auch am Magen mancher Salpen. Der daraus hervorgehende Abschnitt ist meist von beträchtlicher Länge bei den Ascidien und bildet eine Schleifentour, aus welcher der Enddarm hervorgeht. Diese beiden Abschnitte sind bei Copelaten von ziemlicher Kürze, ebenso bei Cyclomyariern, wo sie zugleich wie bei Ascidien wenig von einander differenzirt sind. Bei vielen Ascidien lagert sich die einfache oder doppelte Darmschlinge (Fig. 210 *d*) seitlich an der Kiemenhöhle in den dort dieselbe umgebenden Leibeshöhlenraum; andere zeigen den Darm nur hinter der Kiemenhöhle, deren verschiedene Ausdehnung diese Verhältnisse zu beherrschen scheint. Die Salpen besitzen den Darm mit seinen Adnexis in einer Masse vereinigt (Nucleus).

Von Anhangsorganen des Darmrohrs sind ausser den schon aufgeführten Ausbuchtungen noch drüsenartige Schläuche in allen höheren Abtheilungen erkannt, die in den als Magen geltenden Abschnitt sich öffnen. Dass sie ein bei der Verdauung verwendetes Secret liefern, dürfte nicht zu bezweifeln sein. In Form und Anordnung bieten sie ein verschiedenes Verhalten. Zuweilen bilden sie netzförmige Anastomosen.

Th. Chandelon, Rech. sur une annexe du tube dig. des Tuniciers. Bull. Acad. Belg. XXXLX.

Gefässsystem.

§ 313.

In den Einrichtungen der Kreislaufsorgane zeigen sich die Tunicaten nach ihren beiden grossen Abtheilungen verschieden. Bei den Copelaten ist nur ein Herz bekannt, das sogar einer Gattung fehlt. Es bildet einen kurzen, mit seinen Enden zwischen zwei Zellen befestigten Schlauch, dessen dünne Wand zwei einander gegenüberliegende Längsspalten besitzt. Durch die Pulsationen dieses Schlauches wird der Kreislauf des Blutes besorgt, das, ohne dass Gefässe beständen, in den Räumen der Leibeshöhle in bestimmten Richtungen seine Ströme erkennen lässt. Bei den Acopa besteht ein mit dem Herzen in Zusammenhang stehendes Gefässsystem, welches stellenweise einen lacunären Charakter trägt. Es scheint dann ein Rest der primären Leibeshöhle zur Blutbahn verwendet.

Bei den Ascidien liegt das langgestreckte Herz in der Nähe der Verdauungsorgane und biegt sich an beiden Enden in je ein Gefäss um, von welchen das eine, in ventraler Richtung verlaufend, in ein das Kiemengerüste durchsetzendes Gefässnetz übergeht, indess das andere zum Darme wie zu den Geschlechtsorganen verläuft, und daselbst sich verzweigt. Derselbe Gefässstamm sendet auch einen Ast zum Mantel und Zweige zur Leibeshöhlenwand. Von diesen Theilen aus bestehen auch directe Gefässverbindungen mit den Wänden der Kiemenhöhle. Das in diesen kreisende Blut sammelt sich auf der Dorsalseite des Kiemensackes wieder in einen Längsstamm, der auch Gefässe vom Darme und den Ge-

schlechtsorganen her aufnimmt. Ob diese bei einfachen Ascidien beobachteten Verhältnisse allgemeinere Geltung besitzen, ist noch festzustellen.

Bei den Salpen ist der kurze, dünnwandige, meist durch Einschnürungen abgetheilte Herzschlauch (Fig. 212 *c*) an einem Ende mit einem grossen an der Bauchseite verlaufenden Gefässcanale (*v*) in Verbindung, sowie er an dem andern Ende sich gleichfalls in einen Gefässcanal fortsetzt; der letztere geht bei den mit einem sogenannten Nucleus (*vi*) versehenen Formen in ein diesen durchziehendes Hohlmaschensystem über, welches die Darmgefässe der Ascidien repräsentirt. Bei den übrigen Salpen soll er sich in mehrere, nach dem Rücken verlaufende Zweige theilen die in einen Längscanal sich fortsetzen. Dieses Rückengefäss (*v'*) steht durch eine Anzahl vielfach unter einander anastomosirender Quercanäle (*v''*) mit dem Bauchstamme in Verbindung. Zwischen dem vorderen Theile des Rückengefässes und dem hinteren aus dem Herzen hervorkommenden Gefässe besteht noch eine directe Communication, die durch mehrere die Kieme durchziehende und dort sich vertheilende Gefässe hergestellt wird.

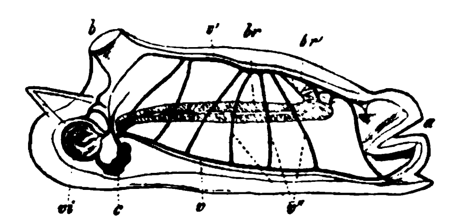


Fig. 212. Circulationssystem von Salpa maxima. *a* Eingangsöffnung. *b* Auswurfsöffnung. *br* Kiemenbalken. *br'* Ansatz der Kieme. *vi* Eingeweideknäuel (Nucleus). *c* Herz. *v* Bauchgefässstamm. *v'* Rückengefässstamm. *v''* Verbindende Quergefässstämme. (Die feineren Verästelungen der Gefässe sind nicht angegeben.) (Nach MILNE-EDWARDS.)

Als wichtigste Eigenthümlichkeit wird bei den Tunicaten das Bestehen der beiden längs der Kiemenhöhle ziehenden Längsstämme gelten müssen, die beide weiter nach dem Darme zu sich erstrecken.

Stellt man sich nämlich, etwa von den Ascidien ausgehend, den Darm in der Richtung der Längsaxe seines vorderen Abschnittes, des Kiemensackes, fortgesetzt, so dass der After dem aboralen Körperpole zukäme, so wäre die Anordnung des Gefässapparates ähnlich wie bei vielen Würmern, indem auch die Aeste der beiden Längsstämme sich in viscerale (zu Kiemenhöhle und Darm) und parietale (zur Leibeswand) schieden.

Dem ventralen Längsstamm gehört das Herz an. Es stellt einen differenzirten Abschnitt desselben vor. Darin spricht sich eine besondere Verschiedenheit von allen übrigen Wirbellosen aus, bei denen das Centralorgan des Kreislaufs eine Sonderung aus dem dorsalen Gefässstamm vorstellt. Allein in der Anlage des ganzen Apparates ist ein Zusammenhang mit jenem der Würmer nicht zu verkennen.

Allen Tunicaten eigenthümlich ist die wechselnde Richtung des vom Herzen in Bewegung gesetzten Blutstromes, so dass also von einem arteriellen oder venösen Abschnitte der Blutbahn

nicht wohl die Rede sein kann. Wenn das Herz eine Reihe von Pulsationen nach der einen Richtung hin vollführt hat, tritt plötzlich ein Moment des Stillstandes ein und die peristaltischen Bewegungen des Herzschlauches beginnen nach der entgegengesetzten Richtung. Auch dieser Zustand der Indifferenz verbietet den engeren Anschluss des Gefässsystems der Tunicaten an eine der anderen grossen Abtheilungen, erinnert jedoch an die bei Gephyreen (Phoronis) vorkommende gleiche Erscheinung der Umkehr der Blutbewegung.

Die Blutflüssigkeit ist allgemein farblos. Sie entbehrt bei den Copelata der Formbestandtheile, die den Acopa zukommen.

Excretionsorgane sind bis jetzt bei Tunicaten nur in beschränkter Weise erkannt worden. Bei manchen Ascidien (Molgula, A. conchilega, complanata) findet sich ein nahe der Kiemenhöhle, oder auch weiter hinten im Körper gelagertes, schlauchförmiges Organ, welches unter anderen concrementartige Zellen erkennen liess. Bei einer Art ergab sich Murexid-Reaction. Mündungen des Organs sind unbekannt, so dass die Einrichtung jenen Zustand zu repräsentiren scheint, in welchem Excretstoffe im Organismus sich ablagern und Concremente bilden, die nicht nach aussen entfernt werden.

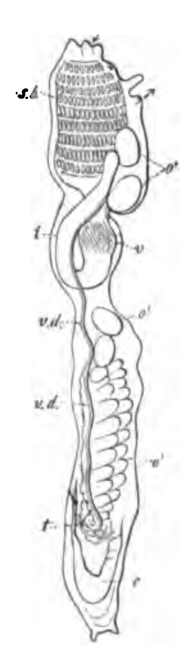


Fig. 213. Organisation einer Ascidie (Amaroecium proliferum). *sb* Kiemensack. *v* Magen. *i* Darm. *c* Herz. *t* Hoden. *vd* Ausführgang des Hodens. *o* Ovarium. *o'* Eier in der Leibeshöhle. Die Pfeile bedeuten die Strömung des Wassers an den Körperöffnungen. (Nach Milne-Edwards.)

Geschlechtsorgane.

§ 314.

Nur ein Theil der Tunicaten ist allgemein mit Geschlechtsorganen versehen: die Copelata. Bei den übrigen ist in Folge der ausgebildeten ungeschlechtlichen Vermehrung ein grosser Theil ohne Geschlechtsorgane, deren Fehlen durch eine, eben durch die Vermehrung mittels Sprossung entstandene Keimbildung zu erklären sein wird. (Vergl. S. 413.)

Die bei den Tunicaten verbreiteten Zwitterbildungen lassen sich zum Theil auf sehr niederer Stufe erkennen. Die Appendicularien entbehren für ihre bald paarigen, bald unpaarigen Keimdrüsen der Ausführgänge. Bei den Acopa werden die Zeugungsstoffe in die Cloake entleert. Die männlichen Organe repräsentirt ein samenerzeugender Blindschlauch, der bei Doliolum, auch bei manchen Ascidien, in dieser einfachen Form sich erhält, bei Pyrosoma in

eine rosettenartig gestaltete Form übergeht, indess er bei den meisten Ascidien wie bei den Salpen in Verästelungen sich fortsetzt und damit eine Art von gelappter Drüse bildet. Bei manchen Ascidien (Molgula) umlagern die Hoden als eine Anzahl discreter Drüsen jedes der beiden Ovarien, und münden mit einzelnen Ausführgängen aus. Auch den Ovarien kommt häufig eine gelappte Gestalt zu, wenigstens bei vielen Ascidien, bei anderen werden sie nur durch eine Gruppe auf verschiedenen Ausbildungsstufen stehender Eier vorgestellt, deren jedes von einer Art von Kapsel umgeben wird. Bei manchen zeigen sich nur wenige solcher, schliesslich mit einem gemeinsamen Stiele verbundener Eier, und bei den Salpen und Pyrosomen ist gar nur ein einziges Ei vorhanden, dessen Stiel während früher Stadien besteht, um sich allmählich zu verkürzen. Die Entwickelung der Geschlechtsproducte erfolgt hier zu verschiedenen Zeiten, indem die männlichen Organe erst nach bereits eingetretener Entwickelung des Eies zum Embryo ihre Reife erlangen.

Die Ausbildung der Ausführwege der Geschlechtsproducte scheint von der grösseren oder geringeren Entfernung der Keimdrüsen von der Cloake abzuhängen. Der gesammte Apparat bedarf aber noch vielfach genauerer Untersuchung.

Neunter Abschnitt.

Wirbelthiere.

Allgemeine Uebersicht.

§ 315.

Der Besitz eines die Längsaxe des Körpers durchsetzenden Skelets, sowie die Gliederung des Körpers in eine Mehrzahl von Metameren (Urwirbel) bildet die wesentlichsten Charaktere der Wirbelthiere. Durch die Metamerie scheiden sie sich von den Tunicaten, zu denen, als der einzigen Abtheilung unter den Wirbellosen, nähere Beziehungen nachweisbar sind. Entferntere bestehen zu Würmern, die ja auch für die meisten übrigen Stämme Verknüpfungen erkennen lassen.

Das Axenskelet scheidet einen dorsalen und ventralen Körpertheil. Ersterer birgt das centrale Nervensystem, letzterer umschliesst den aus einer respiratorischen Vorkammer sich fortsetzenden Nahrungscanal, der sammt den von ihm aus differenzirten Organen in eine Leibeshöhle eingebettet ist. Damit sind zwei längs des Körpers ausgedehnte Gebiete unterscheidbar, ein oberes, neurales, und ein unteres, gastrales, welch' letzterem auch das Canalsystem für die ernährende Flüssigkeit in seinen Hauptstämmen zugetheilt ist.

Die einzelnen Abtheilungen ordnen sich in folgender Uebersicht:

A. Acrania.
- Leptocardii.
  - Amphioxus.

B. Craniota.
- I. Cyclostomata [1].
  - Myxinoïdea.
    - Bdellostoma, Myxine.
  - Petromyzontes.
    - Petromyzon.

---

1) Die Cyclostomen verdienen den übrigen Cranioten gegenüber gestellt zu werden, da ihre Gesammtorganisation auf eine sehr frühzeitige Abzweigung von den Cranioten schliessen lässt.

- II. Gnathostomata.
  - a) Anamnia.
    - 1) Pisces.
      - Selachii.
        - Squali.
          - Hexanchus, Heptanchus, Acanthias, Scymnus, Galeus, Scyllium, Squatina.
        - Rajae.
          - Raja, Torpedo, Trygon.
      - Holocephali.
        - Chimaera.
      - Dipnoï.
        - Monopneumones.
          - Ceratodus.
        - Dipneumones.
          - Protopterus, Lepidosiren.
      - Ganoïdei[1].
        - Sturiones.
          - Acipenser, Spatularia.
        - Polypterini.
          - Polypterus.
        - Lepidosteini.
          - Lepidosteus.
        - Amiadini.
          - Amia.
      - Teleostei.
        - Physostomi.
          - Abdominales.
            - Clupea, Salmo, Esox, Cyprinus, Silurus, Mormyrus.
          - Apodes.
            - Muraena, Conger, Gymnotus.
        - Physoclysti.
          - Anacanthini.
            - Gadus, Pleuronectes.
          - Pharyngognathi.
            - Belone, Hemirhamphus, Chromis, Labrus.
          - Acanthopteri.
            - Perca, Labrax, Trigla, Scropaena, Anabas, Mugil, Scomber, Zeus, Trachypterus, Gobius, Cyclopterus, Blennius, Lophius.
          - Plectognathi.
            - Ostracion, Diodon, Orthagoriscus.
          - Lophobranchii.
            - Syngnathus, Hippocampus.

1) Jede der aufgeführten Ganoïden-Abtheilungen betrachte ich als eine sehr selbständige. Sie stellen die letzten Ausläufer sehr divergenter Formenreihen vor, von denen die der Polypterini manches Verwandte mit den Dipnoï besitzt, die Amiaden dagegen als nächste Verwandte der Teleostier (Clupeïden) sich darstellen. Sie würden wohl am besten ganz von den Ganoïden getrennt. Den Selachiern zeigen sich die Störe am meisten verwandt.

Die Selachier selbst muss ich als die der Stammform der gnathostomen Wirbelthiere am nächsten stehende betrachten. Davon erscheinen sowohl die Holocephali, Dipnoï und Ganoïden abgezweigt, während die Teleostier wieder eine Abzweigung vom Ganoïdenaste vorstellen.

2) Amphibia[1]).
Urodela.
Perennibranchiata.
Siredon, Menobranchus, Proteus.
Caducibranchiata.
Derotremata.
Cryptobranchus, Menopoma.
Salamandrina.
Triton, Salamandra.
Anura.
Pelobates, Bombinator, Hyla, Ceratophrys, Rana, Bufo.
Gymnophiona.
Coecilia.

b) Amniota.
1) Sauropsida.
1. Reptilia[2]).
Chelonii.
Sphargis, Trionyx, Chelonia, Chelys, Chelydra, Emys, Testudo.
Saurii.
Ascalabota.
Platydactylus, Hemidactylus.
Rhynchocephala.
Sphenodon.
Lacertina.
Iguana, Calotes, Draco, Phrynosoma, Uromastix, Lacerta, Ameiva.
Monitores.
Monitor, Psammosaurus.
Scincoïdea.
Scincus, Seps, Anguis.
Chalcidea (Ptychopleura).
Chalcis, Zonurus.
Chamaeleonida.
Chamaeleo.
Amphisbaenida (Annulata).
Amphisbaena, Lepidosternum.

---

1) Die lebenden Amphibien bilden eine nur sehr kleine, in vielen Stücken bedeutende Rückbildungen aufweisende Gruppe, der mit Sicherheit auch nur wenig fossile Formen beizuzählen sind. Die paläontologischen Urkunden sind für den Amphibienstamm im höchsten Grade lückenhaft. Bestehen auch manche Gründe, ihnen die Archegosaurier beizuzählen, so besitzen diese doch wieder vieles, welches an Reptilien Anschlüsse bietet.

2) Die einzelnen Abtheilungen dieser Classe erscheinen als sehr divergente Endzweige eines in der Vorzeit überaus reich verzweigten Astes der Vertebraten. Manche der zu den Reptilien gerechneten fossilen Abtheilungen, wie die Enaliosaurier, scheinen sich jedoch schon vor den Amphibien vom Vertebratenstamm abgezweigt zu haben. Bei einer Gruppe anderer fossiler Saurier bestehen Uebergangszustände zu den Vögeln namentlich in der Bildung des Fussskeletes ausgeprägt. Es sind die Ornithosceliden. Eine Vereinigung der Reptilien mit den Vögeln einer Abtheilung der Sauropsiden, wie sie von HUXLEY aufgestellt wurde, trägt jenen Verhältnissen Rechnung.

Ophidii[1].
Eurystomata.
Python, Boa, Coluber, Tropidonotus, Dryophis, Dipsas, Hydrophis, Crotalus, Trigonocephalus, Vipera.
Stenostomata.
Typhlops, Uropeltis.
Crocodilini.
Alligator, Crocodilus, Ramphostoma.
2. Aves[2].
Ratitae.
Struthio, Dromaeus, Apteryx.
Carinatae.
Gallinaceae.
Megopodius, Penelope, Crax, Crypturus, Lagopus, Tetrao, Pavo, Numida, Gallus, Phasianus.
Columbae.
Columba.
Grallatores.
Otis, Dicholophus, Grus, Ardea, Ciconia, Vanellus, Charadrius, Scolopax, Fulica, Gallinula, Rallus.
Natatores (Palmipedes).
Procellaria, Sterna, Larus, Phaëton, Plotus, Pelecanus, Carbo, Anser, Anas, Cygnus, Phoenicopterus, Mormon, Uria, Alca, Aptenodytes.
Passeres (Insessores).
Fringilla, Alauda, Turdus, Sylvia, Motacilla, Parus, Muscicapa, Lanius, Sturnus, Corvus, Hirundo, Certhia, Trochilus, Upupa, Coracias, Alcedo, Buceros.
Picides.
Picus, Yunx.
Psittacides.
Psittacus, Strygops, Nestor.
Rapaces.
Gypogeranus, Falco, Buteo, Aquila, Gypaëtus, Vultur, Cathartes, Harpyia, Surnia, Strix.
2) Mammalia.
Ornithodelphia (Monotremata).
Ornithorhynchus, Echidna.
Didelphia[3] (Marsupialia).
Botanophaga.
Halmaturus, Dendrolagus, Phascolomys, Phascolarctus Phalangista.

---

1) Die Ophidier stellen eine den Sauriern zunächst stehende, von diesen abstammende Abtheilung vor, die mit diesen zusammen den Schildkröten oder den Crocodilen gleichwerthig ist; wie sie denn von Stannius als Streptostylica zusammengefasst wurden.

2) Die aus reptilienartigen Formen hervorgegangene Classe der Vögel bildet eine in den wichtigsten Verhältnissen der Organisation in sehr wenig divergente Gruppen sich theilende Classe, denn die Charakteristik der Unterabtheilungen gründet sich auf viel unwesentlichere Merkmale als bei anderen Vertebraten-Gruppen. Durch die Saururi (Archaeopteryx) bestehen unmittelbare Verknüpfungen mit den Ornithosceliden.

3) Die Abtheilung der Marsupialia fasse ich als eine den monodelphen Säugethieren deshalb gleichwerthige auf, weil nicht nur in ihr Repräsentanten der meitsen

Zoophaga.
Perameles, Dasyurus, Thylacinus, Didelphys, Chironectes.
Monodelphia (Placentalia).
Edentata[1]).
Myrmecophaga, Manis, Chlamydophorus, Dasypus, Bradypus.
Ungulata.
Artiodactyla.
Sus, Dicotyles, Moschus, Camelopardalis, Cervus, Antilope, Capra, Ovis, Bos.
Tylopoda.
Camelus, Auchenia.
Perissodactyla.
Tapirus, Rhinoceros, Equus.
Sirenia.
Manatus, Halicore.
Prosimii[2]).
Stenops, Lemur, Otolicnus, Tarsius, Galeopithecus, Chiromys.
Rodentia.
Sciurus, Arctomys; Mus, Hypudaeus, Cricetus, Georhychus, Spalax, Pedetes, Dipus, Lagostomus, Myopotamus, Castor, Hystrix, Coelogenys, Cavia, Lagomys, Lepus.
Proboscidea[3]).
Elephas.
Lamnungia[4]).
Hyrax.
Fera.
Carnivora.
Felis, Hyaena, Proteles, Canis, Herpestes, Viverra, Lutra, Mustela, Meles, Nasua, Procyon, Ursus.
Pinnipedia.
Phoca, Otaria, Trichechus.
Cetacea[5]).
Delphinus, Physeter, Balaenoptera, Balaena.

Ordnungen der Monodelphen sich finden, sondern weil auch für die Monodelphen mehrfache auf eine Entstehung aus didelphen Formen hinweisende Befunde bestehen. Die Marsupialia, oder mit den Monotremen zusammen, die Implacentalia, stellen sich damit als die Vorläufer der Placentalia dar.

1) Die Mannichfaltigkeit der Placentarverhältnisse der Edentaten lässt eine Eintheilung der Placentalia nach der Beschaffenheit der Fruchthüllen als wenig sicher erscheinen, wenn auch die einzelnen Ordnungen meist durch übereinstimmendes Verhalten der Placenta ausgezeichnet sind.

2) Die Prosimii bilden eine Stammgruppe, in der sich bei den einzelnen ihnen zugetheilten Abtheilungen Eigenthümlichkeiten erhalten haben, die wir über die folgenden Ordnungen vertheilt sehen. So bestehen Charaktere, denen wir bei Insectivoren, Rodentia, Carnivoren und Primaten wieder begegnen.

3) u. 4) Die Proboscidea und Lamnungien stellen Repräsentanten von Ordnungen dar, die ihre Verknüpfungen mit andern nur sehr wenig vollständig erkennen lassen. Sie bieten verwandtschaftliche Verhältnisse zu den Rodentia. Hyrax überdies noch Beziehungen zu den Ungulaten.

5) Die Cetaceen erscheinen durch fossile Formen (Zeuglodon) mit den Pinni-

Insectivora.

Chrysochloris, Talpa, Sorex, Myogale, Erinaceus.

Chiroptera.

Pteropus, Rhinolophus, Glossophaga, Vespertilio, Vesperugo.

Primates.

Hapale, Callithrix; Ateles, Mycetes, Cebus; Cynocephalus, Inuus, Cercopithecus; Troglodytes, Hylobates, Pithecus; Homo.

Literatur.

OWEN, R., On te Anatomy of Vertebrates. Vol. I—III. London 1866—68. — HUXLEY, A Manual of the anatomy of vertebrated animals. London 1871.

Leptocardier: MÜLLER, J., Ueber den Bau u. die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. Abhandl. d. Berl. Acad. 1844. — GOODSIR, Transact. Royal Soc. of Edinburgh. T. XV. I. — QUATREFAGES, Ann. sc. nat. III. IV. — KOWALEVSKY, A., Entwickl. des Amphioxus. Mém. Acad. impér. des sc. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. XI. — ROLPH, Unters. über d. Bau d. Amphioxus. Morphol. Jahrb. II.

Cyclostomen: MÜLLER, J., Vergl. Anatomie der Myxinoïden. Abhandl. d. Berl. Acad. 1835—45. — Derselbe, Ueber den Bau u. die Grenzen der Ganoïden. Ebend. 1846. — RATHKE, Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1825. — Derselbe, Ueber den Bau des Querders. Beitr. z. Gesch. der Thierwelt. IV. Halle 1827. — LANGERHANS. Unters. über Petromyzon Planeri. Freib. 1873.

Fische: MONRO, A., The structure and physiology of fishes. Edinburgh 1785. Deutsch von SCHNEIDER. 1787. — CUVIER et VALENCIENNES, Hist. nat. des poissons. XXII vols. 1828—48. — AGASSIZ, Recherches sur les poissons fossiles. 5 vols. av. Atlas. 1833—43. — AGASSIZ et VOGT, Anatomie des Salmones. Neufchatel 1845. — LEYDIG, Beiträge zur mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852. — OWEN, Description of Lepidosiren annectens. Transact. Linn. Soc. XVIII. — BISCHOFF, Lepidosiren paradoxa 1840. — HYRTL, Lepidos. parad. Abhandl. der böhm. Ges. d. Wiss. 1845. — PETERS, Lepidosiren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1845. — GÜNTHER, Ceratodus. Philos. transact. 1871. — BALFOUR, F. M., Development of Elasmobranch Fishes. Journal of Anat. Vol. X. XI.

Amphibien: CUVIER, in Recueil d'observations de Zoologie et d'Anat. comp. I. 1805. — RUSCONI et CONFIGLIACHI, Del Proteo anguineo di Laurenti monografia. Pavia 1818. — Derselbe, Hist. naturelle, développement et metamorphose de la Salamandre terrestre. Pavie 1854. — MÜLLER, J., Beiträge zur Anatomie der Amphibien. Zeitschr. f. Physiol. IV. 1832. — DUGÈS, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1834. — MAYER, Zur Anatomie der Amphibien. Analecten f. vergleichende Anatomie. Bonn 1835. — CALORI, Sulla Anatomia del Axolotl. Mem. della Accademia delle sc. dell' istituto di Bologna. III. 1851. — RATHKE, (Coecilia annulata). Arch. f. Anatom. u. Phys. 1852. S. 334. — LEYDIG, Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853. — VAILLANT, L., (Siren lacertina). Ann. sc. nat. IV. XVIII. — FISCHER, J. G., Perennibranchiaten u. Derotremen. Hamburg 1864. — HYRTL, J., Cryptobranchus japonicus. Vindobonae 1865. — VAN DER HOEVEN, Ontleed-en deerkundige Bijdragen tot de Kenniss von Menobranchus. Leyden 1867. — WIEDERSHEIM, R., Salamandra perspicillata etc. Genua 1875. — GÖTTE, Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

---

pedien gemeinsamen Stammes, der auf die Carnivoren zurückleitet. Die vielen Eigenthümlichkeiten der Cetaceen-Organisation lassen sie jedoch nicht einfach den Fera unterordnen. Sie bilden den Endpunkt einer Reihe.

Reptilien: Bojanus, Anatomia testudinis europaeae. Vilnae 1819. — Duméril et Bibron, Erpétologie générale. Paris 1834—54. — Duvernoy (Serpens). Ann. sc. nat. I. xxx. — Rathke, Entwickelungsgesch. der Natter. Königsberg 1837. — Derselbe, Entwickelung der Schildkröten. Braunschw. 1848. — Derselbe, Ueber die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Braunschw. 1866. — Calori (Uromastix), Mem. della Accad. delle sc. dell'ist. di Bologna. III. ii. 1863. — Günther (Hatteria), Phil. Tr. 1867. II. — Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. — Wiedersheim, R., Z. Anat. v. Phyllodactylus europ. Morph. Jahrb. I.

Vögel: Tiedemann, Anatomie und Naturgesch. der Vögel. Heidelberg 1810—14. — Owen, On the anatomy of the southern apteryx. Transact. Zool. Soc. Vol. II. III. — Derselbe, Art. Aves in Todds Cyclopaedia. I. — Milne-Edwards, Alph., Rech. sur les ossemens fossiles des oiseaux. Paris 1866. — Alix, E., Appareil locomoteur des oiseaux. Paris 1874.

Säugethiere: Meckel, J. Fr., Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lips. 1826. — Vrolik (Dendrolagus), Verhandel. d. Kon. Acad. Amsterd. V. — Gurlt, Handb. d. vergl. Anat. der Haussäugethiere. 4. Aufl. Berlin 1860. — Franck, L., Anatomie der Hausthiere. Stuttgart 1871. — Brandt (Lama), Mém. Acad. St. Petersbourg 1841. — Owen (Giraffe), Transact. Z. Soc. II. — Derselbe (Rhinoceros), Transact. Zool. Soc. IV. ii. — Milne-Edwards, Alph. (Moschiden), Ann. sc nat. V. ii. — Muric, J. (Manatus), Tr. Zool. Soc. VIII. — Camper, Observations sur la structure intime et le squelette de Cétacées. Paris 1820. — Rapp, Die Cetaceen. Stuttgart u. Tübingen 1837. — Vrolik, W., Natuur- en ontleedkund. Beschouwing van den Hyperoodon. Haarlem 1848. — Eschricht, Untersuch. über die nordischen Walthiere. Leipzig 1849. — Murie, J. (Globiocephalus, Otaria, Trichechus), Tr. Zool. Soc. VII. VIII. — Rapp, Anatom. Untersuchungen über die Edentaten. 2. Aufl. Tübingen 1852. — Owen, (Myrmecophaga jubata), Tr. Z. Soc. IV. — Hyrtl (Chlamydophorus truncatus), Denkschr. d. Wien. Acad. IX. 1855. — Pouchet, G., Mém. sur le grand Fourmilier. Paris 1874. — Pallas, Nov. spec. quadrup. e glirium ordine. Erlangen 1778. — Camper, Descript. anat. d'un Elephant mâle. Paris 1802. — Burmeister, Beiträge z. nähern Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin 1846. — van der Hoeven (Stenops), Verhand. d. Acad. Amst. VIII. — Owen, Monograph on the Aye-Aye. London 1863. — Peters (Chiromys), Abhandl. d. Berliner Acad. 1865. — Murie, J. (Lemneiden), Tr. Zool. Soc. VII. — Tyson, Anatomy of a Pygmy. Sec. edit. London 1751. — Vrolik, Rech. d'anat. comp. sur le Chimpanse. Amsterdam 1841. — Duvernoy, G. L., Caract. anat. des grands singes. Archives du Muséum. VIII. — Flower, Osteology of the Mammalia. London 1870. — Turner, W., Lecturs on comp. anat. of the placenta. Edinburgh 1876. — Für die Anatomie des Menschen wird auf Handbücher verwiesen.

Körperform.

§ 316.

Unter äusserlichem Zurücktreten der Metamerie sind dorsale und ventrale Flächen allgemein unterscheidbar, dem vorderen Pole der Längsaxe des Körpers nahe liegt die Eingangsöffnung des Nahrungscanals in ventraler Stellung, und ebenso ventral, aber vom aboralen Pole mehr oder minder weit entfernt, findet sich die Afteröffnung. Von grösseren Körperabschnitten sind drei auch in den niedersten Abtheilungen unterscheidbar. Der vordere birgt eine respiratorische Vorkammer des Nahrungscanals und ist demgemäss durch seitliche Durchbrechungen der Leibeswand ausge-

zeichnet. Er trägt die höheren Sinnesorgane und lässt bei den Cranioten durch Concrescenz und Differenzirung den Kopf entstehen.

Der zweite Abschnitt, bei Amphioxus am dorsalen Theile ohne scharfe Grenze dem vorhergehenden sich anschliessend, bildet den die Leibeshöhle mit ihren Contentis bergenden Rumpf, der nur durch die Analöffnung vom letzten oder caudalen Körpertheil abgegrenzt ist, und damit diesen äusserlich wenig gesondert erscheinen lässt.

Diesen Abschnitten sind wir schon bei den Tunicaten begegnet. Bei den Ascidienlarven (vergl. Fig. 208) besitzt der vorderste, später zum Haupttheile des Körpers sich ausgestaltende Abschnitt die Anlage der Athemhöhle, und den die Sinnesorgane tragenden Theil des Nervensystems. Daran schliesst sich eine wenig gesonderte Strecke mit dem Darmrohr, und geht ohne scharfe Grenze in den caudalen Abschnitt über. Die erste Ausprägung der Anlage des Kopfes oder seines Aequivalentes bei allen Vertebraten lässt ihn als den phylogenetisch ältesten Körpertheil deuten, und gibt einen Fingerzeig auf jene Zusammenhänge ab.

Mit der Ausbildung des Kopfes und der in ihm und an ihm differenzirten Organe empfängt der Wirbelthierkörper ein ihn von Wirbellosen auch äusserlich schärfer sonderndes Attribut, dessen Werth schon aus der beträchtlich grösseren Zahl in ihm aufgegangener Metameren hervorleuchtet. Fernere Sonderungen treten mit der Bildung paariger Gliedmassen auf; die hinteren geben bei den Gnathostomen für Rumpf und Schwanz eine schärfere Grenze ab, und das Gleiche wird für den Kopf und Rumpf durch die Vordergliedmassen geleistet.

Die Ablösung der Vordergliedmassen vom Kopfe, unter den Fischen bereits bei Selachiern ausgeführt, sondert vom Rumpfe einen Halsabschnitt als Verbindungsglied mit dem Kopfe. Wir begegnen diesem Verhalten von den Amphibien an. Weitere Sonderungen betreffen den Rumpf, der bei den Amnioten in eine Hals-, Brust- und Lendenregion getheilt wird.

Der Caudalabschnitt des Leibes unterliegt einer allmählichen Veränderung. Bei Fischen kaum abgegrenzt, schliesst er sich bei Amphibien (Urodelen) und Reptilien (Eidechsen, Crocodile) zwar durch die Hintergliedmassen vom Rumpfe geschieden, doch durch bedeutenderes Volum an letzteren enger an. Nachdem er bei den Vögeln sich rückgebildet zeigt, empfängt er erst bei den Säugethieren durch bedeutende Minderung seiner Stärke selbst bei ansehnlicher Länge den Charakter eines Körperanhanges.

Gliedmassen.

§ 347.

Die vom Körper der Wirbelthiere ausgehenden, vorwiegend als Bewegungsorgane fungirenden Gliedmassen müssen wir in paarige und unpaarige sondern. Die **unpaaren** entstehen aus einer senkrechten, den

Körper vom Kopfe bis zum After umziehenden Membran, einer Fortsatzbildung des Integumentes. Indem in dieser Membran feste Gebilde und besondere Muskeln auftreten, gestaltet sich der blosse Hautsaum zu einer Flosse. Dieses Organ behält entweder die ursprüngliche Continuität der Anordnung bei (Fig. 214. A), oder sondert sich durch Rückbildung einzelner Strecken und Ausbildung der bestehenbleibenden in mehrfache Abschnitte. Diese werden nach ihrer Lagerung in Rücken-, Schwanz- und Afterflosse (Fig. 214. *B*, *d*, *c*, *a*) unterschieden. Sie fungiren vorwiegend als Steuerruder und nur der Schwanzflosse kommt insofern auch eine höhere locomotorische Bedeutung zu, als der Schwanztheil des Körpers bei der Ortsbewegung eine wichtige Rolle spielt. Diese den Fischen allgemein zukommenden Gebilde sind auch bei den Amphibien in frühen Entwickelungsstadien, bei einem Theile (vielen Urodelen) sogar bleibend vorhanden, ohne dass in ihnen Stützapparate entstehen.

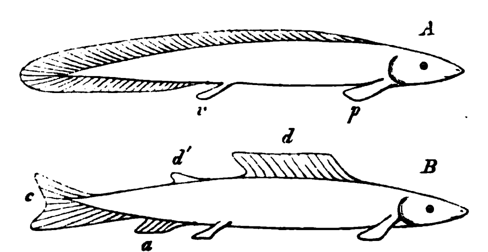


Fig. 214. Schema der unpaaren Flossen. *A* Primitiver Zustand. *B* Differenzirter Zustand. *d* Dorsalflosse. (*d'* Fettflosse.) *c* Caudal-, *a* Analflosse. *p* Brust-, *v* Bauchflosse.

Bei den Reptilien sind nur noch Andeutungen des senkrechten Hautsaumes wahrnehmbar, den meisten fehlt die Einrichtung gänzlich, wie sie denn ebenso den höheren Classen abgeht, denn das bei manchen Cetaceen erscheinende senkrechte Flossengebilde ist als eine erst innerhalb der Ordnung erworbene Organisation zu beurtheilen. Das gilt auch von der horizontalen Schwanzflosse dieser Säugethiere.

§ 318.

Im Gegensatze zu vielen Abtheilungen der Wirbellosen, deren paarige Gliedmassen entweder auf Alle oder doch auf eine grosse Zahl von Metameren vertheilt sind, trifft sich bei den Wirbelthieren eine bis jetzt ausnahmslose Beschränkung dieser Gliedmassen auf ein vorderes und ein hinteres Paar.

Sie geben sich als homodyname Organe zu erkennen, die im Einklange mit der Verschiedenartigkeit ihrer Leistungen sich allmählich verschieden gestalten. Sie sind wahrscheinlich aus umgebildeten respiratorischen Anhängen des Kopfes (Kiemenbogen und deren Strahlen) entstanden, daher keine absolut neuen Einrichtuhgen.

Den Acrania wie den Cyclostomen fehlen sie, dagegen bestehen sie bei den Gnathostomen allgemein. Wie auch innerhalb einzelner Abtheilungen derselben eine Rückbildung dieser Gliedmassen Platz greift, so ist dieses stets ein secundärer, den vollkommen entwickelten Zustand vor-

aussetzender Befund. Das bezeugen die mannichfachen Stadien der Verkümmerung der Gliedmassen und ihrer Theile.

Der bei den Fischen bestehende niedere Zustand lässt die Gliedmassen als ein einheitliches, der äusseren Gliederung in einzelne grössere Abschnitte entbehrendes Ganze erscheinen, dessen Oberflächenentfaltung bei der Ruderfunction des Organes von Bedeutung ist. Vorder- und Hintergliedmassen, hier als Brust- und Bauchflossen unterschieden, sind im Wesentlichen von übereinstimmendem Bau, doch hat in der Regel die Brustflosse in Zusammenhang mit ihrer Lage am voluminöseren Theile des Körpers eine bedeutendere Grösse. Ihr kräftigerer Bau wird auch aus der ihr zukommenden Initiative und dem darin liegenden functionellen Uebergewicht im Vergleiche zur hinteren Gliedmasse erklärbar.

Entsprechend einer gleichartigen Bewegungsweise im Wasser kamen auch die Gliedmassen der fossilen Enaliosaurier, wie uns deren Skeletreste lehren, mit den Flossen der Fische, wenigstens durch den Mangel einer queren Gliederung überein.

Unter den Amphibien tritt eine transversale Gliederung der Gliedmassen auf, indem nunmehr einzelne Abschnitte scharf von einander getrennt sind. Wir unterscheiden an der vorderen: Oberarm, Vorderarm und Hand, denen Oberschenkel, Unterschenkel und Fuss an der Hintergliedmasse entsprechen. Diese Scheidung steht in Verbindung mit der grösseren Längenentfaltung der beiden ersten Abschnitte, welche zu einander in das Verhältniss von Hebelarmen treten und damit eine Winkelstellung gegeneinander eingehen.

Zu der hierin sich aussprechenden Sonderung tritt eine Differenzirung der Endstrecke, an der von nun an eine meist auf 5 beschränkte Zahl von Endgliedern in den Fingern und Zehen unterscheidbar wird. Da ein am meisten nach aussen ragender Körpertheil modificirenden Einwirkungen in höherem Grade ausgesetzt ist als ein anderer, so begegnen wir hier zahlreichen Anpassungen und wenig Körpertheile bieten so mannichfache Veränderungen als jene Endabschnitte der Gliedmassen: Hand und Fuss.

Die primitive Vereinigung der Finger wie der Zehen in eine durch Hand und Fuss repräsentirte Ruderplatte erhält sich in der Schwimmhaut auch bei manchen Reptilien, bei vielen Vögeln an der Hintergliedmasse und sogar bei einer Anzahl von Säugethieren, immer in Anpassung an die Function der betreffenden Gliedmasse als Ruderorgan.

Die mit der Ortsbewegung auf dem Lande erlangte, aber bei der Locomotion im Wasser noch vielfach verwendete Winkelstellung gestaltet sich allmählich für beiderlei Extremitäten verschieden, der Verschiedenheit der Function entsprechend, welche Vorder- und Hinterextremität bei der Bewegung auf dem Boden besitzen.

Bei den Amphibien (*B*) sind diese Verhältnisse bereits deutlich wahrnehmbar, aber die Verschiedenheit der Stellung zwischen Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel, ist minder beträchtlich. Oberarm und Oberschenkel sind fast gleichartig nach aussen gerichtet. Eine

bedeutendere Differenz prägt sich bei den Reptilien (*C*) aus, und erreicht bei den Säugethieren eine noch höhere Stufe, indem die Ebenen, in denen die Winkelstellung beiderseitiger Gliedmassen stattfindet, zur senkrechten Medianebene des Körpers eine parallele Stellung nehmen. Daraus entspringt eine grössere Selbständigkeit der Gliedmassen, die nunmehr zu Stützen des Körpers geworden sind, indem sie ihn vom Boden erheben. Durch jene Aenderung in der Stellung der Ebene, in welcher der von der Extremität gebildete Winkel liegt, kommt für die Säugethiere (*D*) eine totale Verschiedenheit der Winkel zwischen den gleichwerthigen Abschnitten zum Ausdruck, und diese verhalten sich an Vorder- und Hinterextremität in umgekehrtem Sinne. Der Winkel zwischen Ober- und Unterarm ist nach vorn, jener zwischen Ober- und Unterschenkel nach hinten offen.

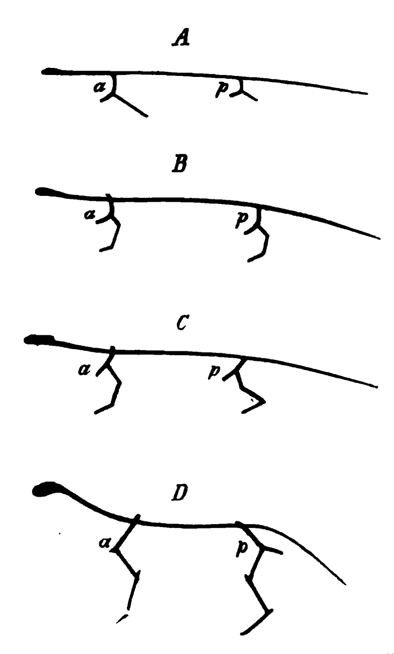


Fig. 215. Schematische Darstellung der Differenzirung und der veränderten Axenrichtung der Gliedmassen der Wirbelthiere. *A* Fisch. *B* Amphibium (die zum Vergleiche mit den Andern nothwendige Seitendarstellung gibt den Anschein einer Erhebung des Körpers, ebenso wie in der nächstfolgenden Figur. *C* Reptil. *D* Säugethier. *a* Schultergürtel. *p* Beckengürtel.

Innerhalb des Rahmens dieser allgemeinen Modificationen der Gliedmassen finden auf engere Abtheilungen beschränkte, aus der speciellen Verschiedenheit der physiologischen Leistung erklärbare Veränderungen statt. Die Hintergliedmasse übernimmt in überwiegender Ausbildung die complicirtere Function eines Sprungorganes, wie bei den Fröschen, oder sie kann sich vorwiegend zum Stützorgane des Körpers gestalten, so dass dadurch die Vordergliedmasse, wenigstens für die Ortsbewegung auf dem Boden, eine untergeordnetere Rolle spielt oder in dieser Richtung ganz ausser Function tritt. Dieses Verhältniss führt sich nach mancherlei bei fossilen Reptilien erkannten vorbereitenden Stufen bei den Vögeln ein, deren Vordergliedmasse unter den Carinaten die Bedeutung eines Flugorganes gewonnen hat.

Integument.

§ 319.

Im primitiven Zustande erscheint als Körperhülle auch bei den Wirbelthieren eine Zellschichte, das äussere Keimblatt — Ectoderm.

Mit der weiteren Entwickelung wird jener Zellenschichte noch eine aus dem Mesoderm entstandene Bindegewebeschichte zugetheilt, beide zusammen repräsentiren nunmehr das Integument der Wirbelthiere, und sind gleichmässig an dem Aufbau und der Ausbildung verschiedenartiger Organe betheiligt.

Diesem Integumente (Cutis) kommen also seiner Genese gemäss zwei Straten zu: eine oberflächliche, den Epithelialbildungen der Wirbellosen homologe Oberhaut (Epidermis), unmittelbarer Abkömmling des Ectoderms, und eine tiefer liegende Bindegewebsschichte, die Lederhaut (Corium), die mit ihren tiefsten, lockeren Schichten das Unterhautbindegewebe vorstellt. Mittels Durchflechtung der Faserzüge wird der Lederhaut eine derbe Beschaffenheit. In ihr verbreiten sich die Blutgefässe, ebenso die Nerven der Haut, mit mannichfaltigen sensorischen Apparaten wie mit Drüsenorganen in Verbindung stehend.

Häufig ist die Lederhaut der Sitz von Pigmenten. Sowohl an Dicke als in der feineren Textur bietet sie zahlreiche Verschiedenheiten. Von diesen ist eine lamellöse Schichtung in der Haut der Fische, Amphibien und Reptilien bemerkenswerth, wobei senkrechte Faserzüge die Schichten in Abständen durchsetzen. Als eigenthümliche Bildungen erscheinen warzenartige Erhebungen ihrer Oberfläche, die von niedrigen Hügelchen bis zu langen konischen Fortsätzen variiren. Diese Hautpapillen werden in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere zum Ausgangspunkt einer Reihe mannichfaltiger complicirterer Organe.

Contractile Formelemente (glatte Muskelfasern) finden sich gleichfalls in der Lederhaut bei Vögeln und Säugethieren vor. Eine andere Modification der Cutis geht durch Texturveränderung vor sich, indem sich Theile derselben durch Verknöcherung in Hartgebilde umwandeln, entstehen in die Haut eingebettete Knochenplatten der verschiedensten Form und setzen ein Hautskelet zusammen. Endlich stehen mit der Cutis Drüsenorgane in Verbindung, die von der Epidermis her gebildet und deshalb den Epidermoïdalorganen beizuzählen sind.

§ 320.

Die Epidermis ist eine einfache Lage bei Amphioxus, sonst besteht sie aus mehrfachen Zellschichten, welche die Lederhaut mit allen ihren Erhebungen und Einsenkungen überkleiden. Als ein Erbstück aus niederen Zuständen tritt auch noch bei Wirbelthieren ein Wimperepithel auf, beschränkt sich aber auf Embryonalstadien bei Fischen, und kommt bei Amphibien nur im Larvenzustande an gewissen Körperstellen vor. Von den einzelnen Schichten erscheinen die unteren, der Lederhaut näher liegenden, als jüngere, welche verloren gegangene Theile der oberflächlichen Schichten wiederersetzen. In der Consistenz, der Verbindungsweise und der Form bieten die Epidermiszellen zahlreiche Verschiedenheiten. Pigmentführende Zellen sind nicht selten zwischen den

anderen vertheilt. Durch die Bewegungserscheinungen ihres Protoplasma vermögen sie zuweilen einen Farbenwechsel zu verursachen (Chromatophoren), der bei Fischen wie bei Amphibien beobachtet ist. Bei den im Wasser lebenden Anamnia ist die gesammte Epidermis locker, und die Weichheit ihrer Elemente verleiht der ganzen Schichte häufig eine gallertartige Beschaffenheit, so dass sie sogar lange Zeit für eine von Drüsen secernirte Schleimschichte gehalten ward.

Dem Zustande der Epidermis der Anamnia stellt sich ein anderer gegenüber, durch Verhornung der Zellen charakterisirt, bei Amphibien beginnend, bei den Amnioten verbreitet. Die Zellen bilden resistente Plättchen oder Fasern, die, ineinander geschoben, in verschiedenem Maasse abgegrenzte, feste Theile vorstellen. Der Verhornungsprocess betrifft immer nur die oberflächlichen Schichten, die tieferen bleiben auch hier indifferent. Mit stärkerer Verdickung der verhornten Schichten entstehen mannichfaltige Formationen von Platten, Höckern und schuppenartigen Gebilden (Reptilien). Die Lederhaut nimmt an diesen Gebilden Antheil, indem sie fast immer jenen Epidermisformationen entsprechende Erhebungen besitzt, die aus vergrösserten Papillen hervorgehen. Die Schuppen von Eidechsen und Schlangen sind somit Fortsätze der gesammten Cutis. Dieser verhornte Ueberzug hat sich bei den Vögeln nur an beschränkteren Körpertheilen erhalten, an den Kiefern als Schnabelscheide, wie an den Füssen in Form von Tafeln, Plättchen, Höckern u. s. w. In Verbindung mit einem knöchernen Hautskelete finden sich grössere Hornplatten bei den Schildkröten, unter den Säugethieren in einzelnen Familien der Edentaten. Die in einzelnen Abtheilungen oder in noch engeren Kreisen vorkommende Verhornung der Epidermis ist nicht direct auf die bei Reptilien bestehende Organisation zu beziehen, sie ist vielmehr aus Anpassungen an bestimmte äussere Verhältnisse hervorgegangen. Dagegen treffen wir an manchen Körperstellen Horngebilde der Epidermis, die bei ihrer grossen Verbreitung und Beständigkeit als vererbte Einrichtungen gelten müssen. Es sind die Nägel und Klauenbildungen an den Enden der Gliedmassen. Schon bei den Amphibien (Salamander) finden sich Andeutungen hiefür; bei Reptilien und Vögeln erscheinen sie allgemein; selbst an einzelnen Fingern der zum Flugorgan verwendeten Hand der Vögel haben sich nicht selten solche Nägel erhalten. In der Hufbildung vieler Säugethiere erlangten sie eine voluminösere Entfaltung.

Epidermoïdalgebilde.

§ 321.

Ausser den erwähnten Horngebilden gehen noch andere Differenzirungen aus der Epidermis hervor. Von diesen nehmen Federn und Haare durch ihre Verbreitung in den beiden oberen Classen der Wirbelthiere, wie auch durch ihre eigenthümliche Erscheinung eine hervor-

ragende Stelle ein. Man pflegt beide als sehr nahe verwandte Organe anzusehen, da sie manches Uebereinstimmende bieten. Dennoch ergeben sie sich als divergente Bildungen. Die erste Anlage für Feder wie Haar stellt eine Verdickung der Epidermis, dann einen höckerförmigen Vorsprung (Fig. 216 *A*) vor, in welchen eine Cutispapille einwächst. Beim Haar ist dieser Vorsprung unansehnlich, mächtiger bei der Feder. Sie sind jenen Erhebungen ähnlich, die bei Reptilien verbreitet sind. Zur Anlage der Feder wachsen die Höcker in papillenförmige Fortsätze (*B C*) aus (Federzotten), die aus einer äusseren Epidermislage (*C e*) und einer darunter befindlichen Papille zusammengesetzt sind. Auch die Anordnung dieser ersten Federanlagen in bestimmt abgegrenzte Felder (Federfluren, Pterylien) verweist auf Verhältnisse, die bei den Reptilien in der Anordnung der Schuppen bestehen. Die Feder ist in jenem einfachen Zustande somit ein blosser Fortsatz der Epidermis und der darunter liegenden Cutis. Die Einsenkung der die Cutispapille tragenden Federanlage in die Haut und die damit entstehende Bildung eines »Federfollikels« ist eine spätere Erscheinung, ebenso wie die Differenzirung der Feder in Schaft und Fahne. Diese Trennung erfolgt erst nach Abstossung der Federscheide, einer aus der ersten Anlage stammenden Epidermisschichte. In den Formverhältnissen der Feder ergeben sich je nach der Ausbildung des Schaftes oder der Fahne zahlreiche unseren Zwecken fernerstehende Verschiedenheiten.

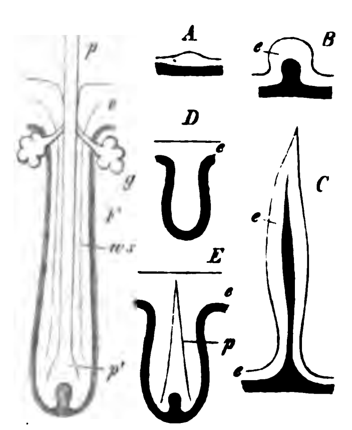


Fig. 216. Schemata für die ersten Anlagen von Feder und Haar. Durchschnitte. *A* Verdickung der Epidermis. *B* Erhebung zu einer Papille. *C* Federzotte. *D* Einsenkung der Epidermis. *E* Sonderung der Haaranlage. *F* Haarbalg mit Haar. *e* Epidermis. *p* Haar. *p'* Wurzel des Haars. *ws* Wurzelscheiden. *g* Talgdrüsen. Der Antheil der Lederhaut ist schraffirt dargestellt.

Die bei der Federentwickelung erst spät auftretende Bildung eines Follikels, der den als »Spule« bezeichneten Abschnitt des Federschaftes und die in denselben sich verlängernde gefässreiche Papille umschliesst, charakterisirt das erste Auftreten des Haares. Für dieses ist die papillenartige Epidermisverdickung ein sehr frühe und rasch vorübergehender Zustand; denn das Haar legt sich nicht in jener ersten Erhebung, sondern immer in einem von der Epidermis aus in die Cutis eingewucherten Follikel (vergl. Fig. 216 *D E*) an, in dessen Grund sich dann die Cutispapille (*F*) erhebt. Aus der eingewucherten Epidermis differenzirt sich unter Verhornung der Zellen der Schaft des Haares (*F ws*), andere zellige Theile des Follikels bilden die Wurzelscheiden.

Die verschiedenen Formen der Haare, mögen sie als Wollhaare oder

Contourhaare, Borsten oder Stacheln erscheinen, sind nur Modificationen eines und desselben Zustandes der ersten Anlage.

§ 322.

Die aus der Epidermis differenzirten Drüsen ergeben sich im einfachsten Zustande als Modificationen einzelner Zellen, deren Protoplasma in feine Körnchen sich sondert, die nach aussen entleert werden. Diese zwischen den anderen Epidermiszellen vertheilten Schleimzellen (Becherzellen) stellen einzellige Drüsen vor (Fische). Sie finden sich noch bei Amphibien, bei denen bereits complicirtere Drüsenorgane verbreitet sind. Diese erscheinen als flaschenförmige über das Integument verbreitete Schläuche, in mehreren Formen unterscheidbar. In vielen Fällen erreichen sie eine bedeutende Grösse und bilden höckerförmige, die Haut rauh oder warzig gestaltende Hervorragungen (Kröten und Salamander). Zuweilen sind grössere Massen von Hautdrüsen gehäuft und werden für bestimmte Körperstellen charakteristisch (Parotiden).

In geringerem Grade sind Hautdrüsen bei Reptilien verbreitet. Bei den Eidechsen führen die sogenannten »Schenkelporen« in Drüsen, welche als zusammengesetzte Schläuche erscheinen, deren Secret erhärtende, das Lumen der Drüsen ausfüllende Zellen sind. Bei den Vögeln ist das Vorkommen von Hautdrüsen in hohem Grade beschränkt. Ein Aggregat von Drüsen stellt die besonders bei Schwimmvögeln sehr ansehnliche Bürzeldrüse (Glandula uropygii) vor, deren Secret zum Einölen des Gefieders dient. Bei den Säugethieren scheiden sie sich in zwei scharf getrennte Gruppen: Schweiss- und Talgdrüsen, die vielfach mit den Haarfollikeln verbunden sind. Beiderlei Drüsen sind mehr durch die anatomische Beschaffenheit als durch die Qualität des Secretes, welches nur für einzelne Fälle näher bekannt ist, zu unterscheiden, wie denn eine und dieselbe Drüsenform an verschiedenen Localitäten verschiedene Verrichtungen besorgt. Als Schweissdrüsen werden einfachere, terminal gewundene Schläuche bezeichnet, während die Talgdrüsen mehr gelappte Bildungen vorstellen. Häufig vereinigen sich mehrere derselben an einem Haarbalg, sie können sogar im Verhältniss zu letzterem so ansehnlich entwickelt sein, dass der Haarbalg als ein Anhang der Drüse sich darstellt Ausserordentlich zahlreiche Modificationen erleiden die Talgdrüsen in Form, Zahl, Grösse, wie auch in der Qualität des Secretes. Sehr verbreitet liefern beide Drüsenapparate specifische Riechstoffe verschiedener Art, die in der Oekonomie der Thiere eine bedeutende Rolle spielen. Solche Drüsen erscheinen in vielen Säugethierordnungen an den verschiedensten Localitäten der Körperoberfläche ausgebildet.

§ 323.

Die wichtigste Differenzirung von Hautdrüsen erfolgt bei allen Säugethieren in der Bildung von Milchdrüsen,

die zur Geschlechtsfunction in Beziehung treten. Sie finden sich regelmässig an der ventralen Körperfläche meist in symmetrischer Lagerung. Jede »Milchdrüse« besteht aus einem Complexe einzelner Drüsenschläuche, die entweder getrennt bleiben, oder ihre Ausführgänge vereinigen.

Bei den Monotremen treten diese Organe noch wenig aus der Reihe anderer Hautdrüsen. Jeder der beiden hier bestehenden Apparate wird durch eine Gruppe von Schläuchen gebildet, die einzeln die Haut durchsetzen. Das die Mündungen tragende Feld ist nur durch mangelnde Behaarung ausgezeichnet und liegt bei Ornithorhynchus in der Ebene des benachbarten Integumentes. Bei Echidna findet es sich in je einer taschenförmigen Einsenkung (Mammartasche), die zur Aufnahme des Jungen zu dienen scheint.

Bei den übrigen Säugethieren treten in der Bildung der **Zitzen** besondere, wohl durch das Säugegeschäft allmählich ausgebildete Vorrichtungen auf, welche dem Jungen eine günstigere Verbindung mit dem Milchdrüsenapparat gestatten, und zugleich jeden einzelnen Milchdrüsencomplex äusserlich unterscheidbar machen.

In der Bildung der Zitzen ergeben sich zwei sehr verschiedene Zustände. Für beide erscheint vor der Entstehung der Zitze ein gleichmässiges indifferentes Stadium (Fig. 217. *A*), indem ein ziemlich flaches Drüsenfeld (*b*) an seinem Boden einzelne in die Lederhaut wachsende Drüsen aufweist, und durch eine ringförmige Erhebung (*a*) vom benachbarten Integumente sich abgrenzt. Diese Einrichtung entspricht der Mammartasche bei Echidna. Bei der Mehrzahl der Säugethiere besteht sie nur vorübergehend, vielmehr flacht sie sich frühzeitig ab und das Drüsenfeld erhebt sich in seiner die Drüsenmündungen tragenden Mitte (*B*) zu einer Papille oder Zitze, auf deren Spitze stets eine Anzahl von Drüsengängen ausmündet.

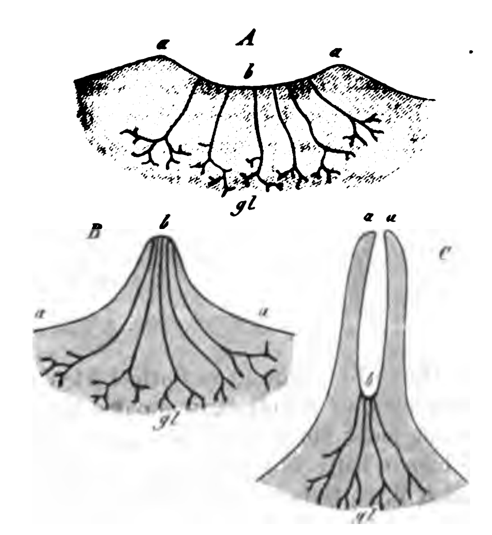


Fig. 217. Schematische Darstellung der Zitzenbildungen auf senkrechten Schichten. *A* Indifferenter Zustand bei ebenem Drüsenfelde. *B* Erhebung des Drüsenfeldes zur Zitze. *C* Erhebung des Drüsenfeldwalles zur Pseudozitze. *a* Wall des Drüsenfeldes. *b* Drüsenfeld. *gl* Drüsen.

In der anderen Einrichtung persistirt die Mammartasche. Durch fortgesetzte Erhebung des Drüsenwalles (*a*) senkt sich das Drüsenfeld immer tiefer, der Rand der Mammartasche wächst zu einer

Pseudo-Zitze aus, von deren Spitze dann ein einfacher Canal zum Drüsenfeld hinführt (*C*).

Dieses Verhalten ist bei einem Theile der Ungulaten beobachtet. Uebergangsformen zwischen beiden Befunden der Bildung der Zitze lassen sich bei Beutelthieren (Halmaturus) und Nagern (Murina) wahrnehmen. Die Zahl der durch die Zitzen unterscheidbaren Milchdrüsen ist für die einzelnen Abtheilungen verschieden. Sie entspricht im Allgemeinen der Zahl oder doch dem Maximum der Zahl der gleichzeitig erzeugten Jungen. Sie schwankt selbst innerhalb einzelner Ordnungen; auch die Lagerung ist verschieden. In der Regel bilden sie zwei Reihen, die bei grösserer Zahl von der Inguinal- bis zur Pectoralregion reichen (Carnivoren, Schweine). Bei manchen Didelphen sind sie kreisförmig am Abdomen angeordnet. Bei geringer Zahl nehmen sie entweder eine abdominale Stellung ein, wie bei manchen Didelphen, oder sie sind nur in der Leistengegend vorhanden (Einhufer, Wiederkäuer, Cetaceen), oder sie sind endlich auf die Pectoralregion beschränkt (Elephant, Sirenen, manche Prosimii, Chiropteren und Primaten). Beim Vorkommen von mehr als einem Zitzenpaar werden zuweilen einige Drüsen abortiv, so dass neben den ausgebildeten und functionsfähigen rückgebildete Organe bestehen, durch rudimentäre Zitzen erkennbar. Aehnlicherweise rückgebildet ist der ganze Apparat bei den Männchen.

Als eine Anpassung des Integumentes an die durch Milchdrüsen geleistete Ernährung der Jungen sind die bei Beutelthieren bestehenden Hautduplicaturen hervorzuheben, durch welche ein die zitzentragende Fläche des Abdomens umschliessender Sack, das Marsupium, gebildet wird. Seine Ausbildung scheint zu dem Grade der Reife der neugeborenen Jungen im umgekehrten Verhältnisse zu stehen.

Hautskelet.

§ 324.

Durch Erzeugung von Hartgebilden erhöht sich die Leistung des Integumentes als Schutzorgan für den Körper, und bei voluminöserer Gestaltung jener Theile kann es sogar ein Hautskelet hervorgehen lassen. Die hier in Betracht kommenden Gebilde sind zwar in manchen Fällen bezüglich ihrer Genese unvollständig erkannt, allein sie dürfen doch alle den knöchernen Bildungen beigezählt werden, denen sie in den höheren Abtheilungen sogar vollständig entsprechen.

Den Ausgangspunkt für mannichfache Formen bieten die Hautzähnchen (Placoïdschüppchen), die bei Selachiern über das ganze Integument verbreitet sind. Man unterscheidet an ihnen eine der Lederhaut inserirte meist rhomboïdal gestaltete Basis und einen davon sich erhebenden meist in schräg gerichtete Spitzen auslaufenden Abschnitt, der von Epidermis überkleidet wird. An

einzelnen Stellen, wie z. B. am Kopfe, besitzen sie häufig eine gewölbte Oberfläche und liegen unregelmässig, indess sie am Rumpfe nicht selten in

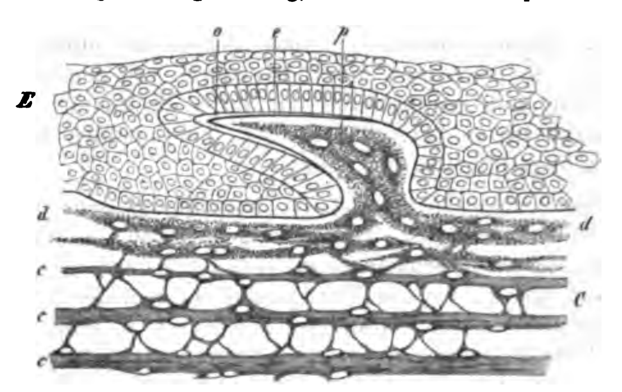


Fig. 218. Senkrechter Schnitt durch die Haut eines Hai-Embryo. *C* Lederhaut. *c, c, c* Straten derselben. *d* Oberste Lage. *p* Papille. *E* Epidermis. *e* Cylinderzellenschichte derselben. *o* Schmelzschichte.

ganz regelmässigen schrägen Reihen (Fig. 219) sich vorfinden. Sie entstehen auf Papillen der Lederhaut (Fig. 218 *p*), über welche eine von der Epidermis gebildete Schichte sich hinwegzieht, die auf dem vorspringenden Theil der Papille eine schmelzartige Substanzlage abscheidet, indess der Körper der Papille von der Spitze her ossificirt. Epidermis und Corium betheiligen sich also gleichmässig an diesen Gebilden. Die ossificirte Papille bietet einen centralen Hohlraum dar, von dem aus feine verzweigte Canäle nach der Oberfläche ausstrahlen. Das Placoïdschüppchen zeigt somit den Bau des Zahnbeines, von Schmelz überzogen, an der Basis in eine aus Knochengewebe gebildete Platte fortgesetzt, und darf in dieser Uebereinstimmung mit Zahngebilden als Hautzähnchen bezeichnet werden. Bei den Rochen sind diese Gebilde entweder ganz verloren gegangen (Zitterrochen) oder sie werden durch grössere Gebilde vertreten, die in Form von Stacheln oder grösseren Knochenzähnen gehäuft oder vereinzelt vorkommen (Stachelrochen).

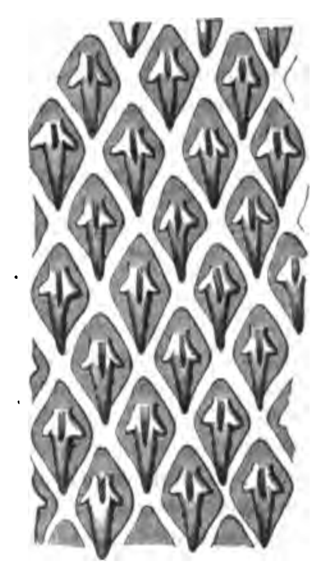


Fig. 219. Hautzähnchen von Centrophorus calceus (schwache Vergrösserung).

Die Hautzähnchen der Haie sind bei den Ganoïden ziemlich allgemein in grössere Knochenplatten umgewandelt, die bei den Rhombiferen am Körper nicht nur die gleiche Anordnung, sondern auch einen im Wesentlichen über-

einstimmenden feineren Bau besitzen. Grössere Knochentafeln mit kleineren wechselnd finden sich bei den Stören. Sie besitzen meist noch vollständig die Rhombenform, die bei anderen Ganoïden (den Cycliferen) verloren ging. Daran reihen sich die meist flachen und dünnen Schuppen der Teleostier. Sie erscheinen durch Mancherlei von den Ganoïdschuppen verschieden, und repräsentiren ein durch die Mannichfaltigkeit der Formen charakterisirtes Auslaufen des bei den Ganoïden bestehenden, von den Selachiern ableitbaren Typus.

Bei vielen Teleostiern erleidet die Beschuppung eine Rückbildung bis zu gänzlichem Schwinden. Andererseits entstehen von der Schuppenbildung einigermassen verschiedene, aus Verschmelzung von Hautzähnchen hervorgehende Theile, wie die Platten und Stacheln der Plectognathen, bei denen es unter festerer Verbindung der Platten zu einer zusammenhängenden Panzerbildung kommen kann (Panzerwelse, Ostracion, Lophobranchier).

Gleichfalls aus Concrescenzen von Hautzähnchen ableitbare Stücke erscheinen in dem die Gliedmassen überziehenden Integumente bei Ganoïden und Teleostiern. In Compensation des rückgebildeten inneren oder primären Skeletes der Gliedmassen bilden diese Knochenstückchen reiche, terminal oft dichotomisch verzweigte Strahlen und setzen dann einen Stützapparat der Flossen zusammen (secundäres Flossenskelet). Häufig ist der den Vorderrand der Flosse einnehmende Strahl massiver, oder stellt einen mächtigen, sogar dem inneren Skelete verbundenen Stachelstrahl vor, der nicht blos die übrigen Radien überwiegen, sondern auch, wie bei den Panzerwelsen, sogar die gesammte Brustflosse repräsentiren kann.

Hertwig, O., Ueber d. Bau u. die Entw. der Placoidschuppen u. der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. Bd. VIII. — Derselbe, Ueber das Hautskelet der Fische. Morph. Jahrb. II.

§ 325.

Von besonderer Wichtigkeit werden die Ossificationen des Integumentes an jenen Körperstellen, wo Theile des inneren Skeletes an die Oberfläche treten. Die hier vorhandenen Ossificationen bilden sich auf dieselbe Weise wie die Knochentafeln an anderen Stellen der Körperoberfläche und sind wieder von einem in den Hautzähnchen gegebenen indifferenten Zustande ableitbar. Während den mannichfachen über den Rumpf verbreiteten Hautknochen eine auf die Fische beschränkte Bedeutung zukommt, besitzen andere einen höheren Werth: es sind in bestimmter Anordnung erscheinende Knochenplatten, die besonders am Kopfe mit Beständigkeit auftreten und dort die Anfänge des knöchernen Schädels, zunächst des Schädeldaches vorstellen (vergl. Fig. 220). Diese Hautknochen gehen durch Vererbung auf alle mit

knöchernem Schädel versehenen Wirbelthiere über, und verbinden sich mit anderen, erst später am Knorpelschädel auftretenden Ossificationen. So trifft es sich zuerst bei den Stören. Neben den grossen Knochentafeln finden sich zahlreiche kleinere, von denen der grösste Theil keine allgemeinere Bedeutung hat. Die specielleren Verhältnisse werden wegen dieser Beziehungen zum inneren Skelete bei letzterem auseinander gesetzt werden. Uebrigens sind es nicht Schädelknochen allein, welche aus Ossificationen des Integumentes hervorgehen, auch andere Skelettheile (z. B. die Clavicula) besitzen einen ähnlichen Ursprung.



Fig. 220. Kopf von Acipenser sturio von oben, die das schraffirt dargestellte knorpelige Cranium deckenden Knochenschilder vorstellend.

Endlich nimmt noch eine Kategorie von Knochen ihre Entstehung auf die gleiche Weise aus Placoïdschüppchen: die Knochen in der Begrenzung der Mundhöhle, als deren Ausgangspunkt aus verschmolzenen Placoïdschüppchen entstandene zahntragende Platten nachgewiesen sind.

§ 326.

Hautknochengebilde treffen wir in den höheren Classen, bei den Amphibien und zwar bei den fossilen Archegosauriern, deren Hautknochen in Gestalt von schildförmigen Tafeln verbreitet waren. Nur in rudimentärer Form finden sich solche Hautknochen vereinzelt bei lebenden Amphibien. Bei Ceratophrys liegt ein Knochenschild in der Haut des Rückens, bei Brachycephalus sind drei mit mehreren Wirbeln verbunden. Scheinbar ausserhalb der Reihe dieser Gebilde stehen die unter den Cöcilien ziemlich allgemein verbreiteten knöchernen Schuppen, die in taschenartige Vertiefungen eingesenkt sind.

Ausgedehnter sind sie bei Reptilien vorhanden, die sich hiedurch dem alten Amphibienstamme nähern. Bei den fossilen Teleosauriern wie bei den lebenden Crocodilen stellen Hautknochen über das ganze Integument verbreitet eine Art Panzer her, und auch bei Scincoïden finden sich aneinanderschliessende knöcherne Platten im Integumente in allgemeiner Verbreitung. Aehnliche Hautossificationen bilden bei den Schildkröten

durch ihre Verbindung mit inneren Skelettheilen eine einseitig entwickelte aber sehr vollständige Form des Hautskelets, sowohl an der dorsalen Fläche des Körpers als Rückenschild, wie an der ventralen als Bauchschild (Plastron). Am Rückenschilde ist eine mediane Reihe von Knochen zu unterscheiden, die mit den Wirbeldornen verschmolzen ist, wohl auch von ihnen ausgeht. Lateral folgen grössere mit den rippenartigen Querfortsätzen verschmolzene Platten, wozu noch rings um den Rand des Schildes besondere Marginalplatten kommen. Diese fehlen bei Trionyx. Am Plastron sind meist 4 paarige und ein unpaares Stück unterscheidbar. Alle diese Theile zeigen eine verschiedengradige Ausbildung in den einzelnen Familien.

Während die Hautknochen der Reptilien wahrscheinlich als eine Fortsetzung des Knochenpanzers der Fische gelten dürfen, müssen wir die bei den Edentaten vorkommenden Ossificationen als selbständige, aus Anpassungen hervorgegangene Einrichtungen beurtheilen.

Inneres Skelet.

§ 327.

Von grösserer morphologischer Bedeutung als die vom Integumente gelieferten Skeletgebilde ist das innere Skelet, welches einerseits Anknüpfungen an die Einrichtungen Wirbelloser bietet, andererseits durch eine lange Reihe wechselvoller Befunde sich durch alle Abtheilungen der Wirbelthiere verfolgen lässt.

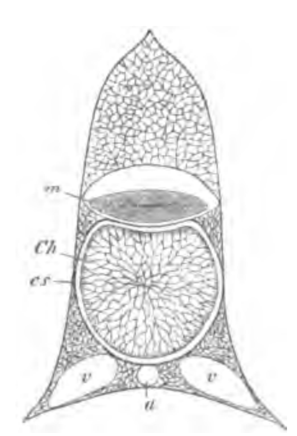


Fig. 221 a. Querschnitt durch das Rückgrat von Ammocoetes. *Ch* Chorda. *cs* Chordascheide. *m* Rückenmark. *a* Aorta. *v* Venen.

Als erster Zustand erscheint das innere Skelet in Form eines die Länge des Körpers durchziehenden stabförmigen Gebildes, in einfachster Weise aus indifferenten Zellen zusammengesetzt und umgeben von einer aus Abscheidung dieser Zellen hervorgegangenen Cuticularbildung. Dieser primitive Stützapparat ist die Rückensaite (Chorda dorsalis, Notochord), die wir bereits bei Tunicaten trafen. (Vergl. § 303.) Die von ihr gebildete Hülle ist die Chordascheide (*cs*).

Die erste Anlage der Chorda findet unmittelbar unter dem centralen Nervensysteme statt, und zeigt sich nicht überall in gleicher Beziehung zu den Keimblättern, doch dürfte die mittelbare oder unmittelbare Abstammung vom Mesoderm abzuleiten sein. Das einheitliche, anfänglich in allen Fällen jeder Gliederung entbehrende Verhalten der Chorda spricht für die Herleitung dieses Organes aus einem ungegliederten Zustande des Organismus, womit auch sein frühzeitiges Auftreten harmonirt.

Die Chorda besitzt constante Lagebeziehungen zu den wichtigsten übrigen Organen. Ueber ihr liegt das centrale Nervensystem, unter ihr findet sich der respiratorische und nutritorische Apparat. Zur Umschliessung des bezeichneten dorsalen und ventralen Raumes erstrecken sich, von dem die Chorda umgebenden Bindegewebe Fortsätze aus und senken sich zugleich in die Körpermuskulatur ein, die dadurch in eine Anzahl hinter einander liegender Abschnitte getheilt wird. Bei Amphioxus verhalten sich diese Abschnitte insofern asymmetrisch, als sie beiderseits alterniren.

Der niedere Zustand des durch die Chorda repräsentirten Axenskelets bleibt bei den Leptocardiern bestehen, eigenthümliche gewebliche Modificationen aufweisend. Bei allen übrigen Wirbelthieren erscheint die Chorda nur für die ersten Entwickelungsstadien als ausschliessliches Axenskelet, und neue Differenzirungen lassen sie allmählich in ihrem functionellen Werthe sinken. Solche treten sowohl an der Chorda als in dem sie umgebenden Gewebe auf, welches man wegen seiner Beziehungen zum späteren Skelete als »skeletogene Schichte« oder als »skeletbildendes Gewebe« bezeichnet. Die Chordazellen stellen ein dem Knorpel ähnliches Gewebe dar, und die Chordascheide gewinnt durch Verdickungen ihrer Schichten eine selbständigere Bedeutung für die Stützfunction. Mit der Bildung von Knorpelgewebe (Fig. 221 b. *k*) um die Chorda tritt die vorher nur angedeutete Gliederung des Axenskelets in einzelne als Wirbel bezeichnete Abschnitte auf, welche als der am Axenskelete erscheinende Ausdruck einer Metamerenbildung des Gesammtkörpers sich darstellen und durch ihre Reihenfolge die Wirbelsäule bilden. An jedem Wirbel unterscheiden wir den die Chorda einschliessenden Abschnitt als Körper und mittelbar oder unmittelbar davon ausgehende, den dorsalen und ventralen Binnenraum des Leibes umschliessende Spangenstücke als Bogen. Die letzteren unterscheiden wir nach ihren Beziehungen zu jenen beiden Räumen als obere und untere Bogen.

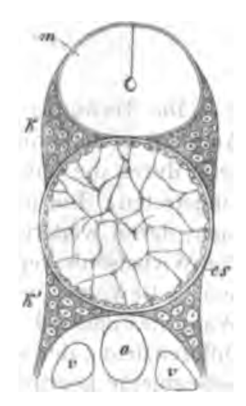


Fig. 221 b. Querschnitt durch das Rückgrat eines jungen Lachses. *Ch* Chorda. *cs* Chordascheide. *m* Rückenmark. *k* Obere, *k'* untere Bogenanlage. *a* Aorta. *v* Venen.

Mit der Gliederung des Axenskeletes bildet bei den Cranioten am vordersten Abschnitte ein bestimmt abgegrenztes Stück das primitive Cranium.

Ein unteres Bogensystem, welches den vordersten, als Athmungsorgan fungirenden Abschnitt des Tractus intestinalis umschliesst, wird als Kiemen- oder Visceralskelet unterschieden. Cranium und Visceralskelet bilden zusammen den vordersten Abschnitt des gesammten Skelets, das Skelet des Kopfes. Die hier sich anschliessenden übrigen

Skeletbildungen werden durch die mehr oder minder gleichartig bis zum Schwanzende des Körpers verlaufende Wirbelsäule repräsentirt, deren obere Bogen in inniger Verbindung mit den Körpern fortbestehen. Von den unteren Bogen dagegen gliedern sich auf der die Leibeshöhle umschliessenden Strecke bewegliche spangenförmige Stücke ab, die Rippen.

Dazu kommen endlich noch Skelettheile der Gliedmassen, die durch besondere Apparate, den Brust- und den Schultergürtel, dem Rumpfskelete verbunden sind.

Der knorpelige Zustand des primitiven Skeletes wiederholt sich allgemein auch in den höheren Abtheilungen, spielt aber hier nur eine vorübergehende Rolle, indem Knochengewebe allmählich an seine Stelle tritt, und die Skelettheile damit auf eine functionell höhere Stufe hebt. Dem entsprechend erscheint in den morphologischen Befunden eine reichere Differenzirung. Aber auch für das knöcherne Skelet kommt dem Knorpel noch eine grosse Bedeutung zu. Von Belang ist auch eine durch Kalkeinlagerung bedingte Modification des Knorpels, welche nicht blos der Ossification knorpelig angelegter Skelettheile vorausgeht, sondern auch, als meist oberflächliche Verkalkung an den Knorpelskeleten niederer Gnathostomen (Selachier) eine definitive Einrichtung bildet.

Wirbelsäule.

§ 328.

Die Trennung des Rückgrates in Schädel und Wirbelsäule ist bei Amphioxus noch nicht vollzogen; das gesammte Axenskelet wird gleichartig durch die Chorda repräsentirt. Bei den Cranioten ist die Scheidung eingetreten. Die niedersten Verhältnisse des Rückgrates bieten Cyclostomen, deren weiterentwickelte Chorda sammt ihrer Scheide den Haupttheil der Wirbelsäule repräsentirt. Um die Chordascheide findet sich knorpelartiges Gewebe, welches sich sowohl in seitliche Leisten, als auch in die Wand des dorsalen Canals fortsetzt. Dieses Gewebe ist eine continuirliche Differenzirung der skeletogenen Schichte und darf nicht mit den die Wirbelsegmente begründenden Knorpeln zusammengeworfen werden. Somit besteht hier, streng genommen, noch keine Trennung des Rückgrates in einzelne Wirbel, nur Spuren hiervon finden sich bei Petromyzon, bei welchem die Wand des dorsalen Canals am vorderen Abschnitte einzelne, oberen Bogen entsprechende Knorpelstücke umschliesst, sowie auch Andeutungen unterer Bogen vorkommen.

Auch bei Chimären und Dipnoï persistirt die Chorda in ihrem ursprünglichen Verhalten. Bei den Chimären bilden ringförmige Verkalkungen der ansehnlichen Chordascheide die Andeutung einer Segmentirung des Chordarohrs, allein sie kommen in viel grösserer Anzahl als die Wirbelsegmente vor, welche nur durch der Chordascheide aufgesetzte Bogenstücke vorgestellt werden. Am vordersten Abschnitte umwachsen sie die

Chorda und lassen, unter sich verschmelzend, ein grösseres einheitliches Stück hervorgehen. Bei den Dipnoï bildet sich um die primitive Chordascheide noch ein besonderes, aus der skeletogenen Schichte entstandenes Rohr, welchem die knorpeligen, oberflächlich ossificirten Bogenstücke aufgesetzt sind.

In hohem Grade weiter ausgebildet erscheint das Axenskelet der Selachier. Um die Chorda treten die Anlagen oberer und unterer Knorpelbogen auf, welche, die Chorda umwachsend, knorpelige, ringförmig gestaltete Wirbelkörper herstellen. Der die Chorda umschliessende Theil des Knorpels sondert sich von dem peripherischen in die Bogen sich fortsetzenden, und repräsentirt damit, ähnlich wie bei den Dipnoï, eine Art von knorpeliger Scheide (skeletogene Chordascheide), welche der cuticularen Scheide angelagert ist.

Bedeutende Verschiedenheiten im Baue der Wirbelsäule der Selachier entspringen aus der Art des Wachsthums der Chorda und ihrer Scheide. Bald stellt der Knorpel ein cylindrisches Rohr vor, an welchem die Wirbel nur durch die Bogen und ringförmige Stücke der skeletogenen Scheide repräsentirt sind; bald zeigt sich ein intervertebrales Wachsthum der Chorda (Fig. 222 *B*), welche da, wo der Wirbel (*v*) mit der Entstehung

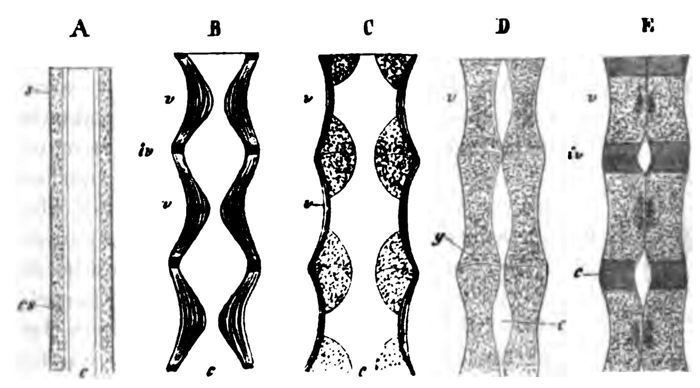


Fig. 222. Schematische Darstellung der Veränderungen der Chorda durch die skeletbildende Schichte. (Längendurchschnitte.) *c* Chorda. *cs* Chordascheide. *s* Skeletbildende Schichte. *v* Wirbelkörper. *iv* Intervertebrale Partie. *g* Intervertebrale Gelenke.

A Gleichmässig entwickeltes Chordarohr mit skeletbildender Schichte (Fische).

B Intervertebrales Wachsthum der Chorda. Bildung biconcaver Wirbelkörper (Fische).

C Intervertebrale Einschnürung der Chorda durch Knorpel, mit Erhaltung eines vertebralen Chordarestes (Amphibien).

D Intervertebrale Einschnürung der Chorda (Reptilien, Vögel).

E Vertebrale Einschnürung der Chorda mit Erhaltung eines intervertebralen Restes (Säugethiere).

der Bogenstücke sich zuerst um die Chorda angelegt hat, auf dem früheren Umfange bestehen bleibt. Aus diesem Verhalten entstehen biconcave, (amphicöle) Wirbelkörper (*B*), deren Vertiefungen von der intervertebralen Chorda ausgefüllt werden. Hiedurch sind die für den Bau der Wirbel fast aller übrigen Fische massgebenden Verhältnisse angebahnt.

§ 329.

Bei den Ganoïden schliessen die niedersten Zustände der Wirbelsäule an die einfachste Organisation der Selachier sich an. Ausser den oberen, mit den Wirbelkörpern zusammenhängenden Bogen betheiligen sich bei den Stören wie bei Selachiern und Chimären noch besondere Schaltknorpel am Verschlusse des Rückgratcanals.

Die Chordascheide bildet bei den Stören ein ansehnliches Rohr, eine Scheidung in Wirbel wird nur durch die aufsitzenden Bogenstücke angedeutet. Von dieser niedersten Form wird die Wirbelsäule der übrigen Ganoïden durch eine weite Kluft getrennt. Amia schliesst sich den Teleostiern an. An den Verbindungsstellen der Bogen mit den Wirbelkörpern erhält sich ein Knorpelrest, der bei Polypterus fehlt, so dass Bogen und Körper knöchern vereinigt sind.

Am meisten verschieden zeigt sich Lepidosteus, bei welchem die Knorpelanlage des Wirbels intervertebrale Einschnürungen der Chorda erzeugt. An dem die Einschnürungen bildenden Knorpel entsteht eine intervertebrale Gelenkhöhle, so dass die opisthocölen Wirbelkörper mit einander articuliren. Hierin bietet sich ein Anschluss an die Amphibien, doch geht der vertebrale Chordarest später verloren und es bildet sich ein knöcherner, mit den oberen Bogen continuirlich verbundener Wirbelkörper aus.

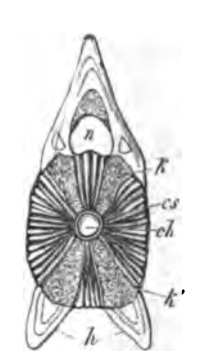


Fig. 223. Senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels von Esox lucius. *ch* Chorda. *cs* Chordascheide. *k k'* Knorpelkreuz, *k* den oberen, *k'* den unteren Bogenanlagen entsprechend. *h* Knöcherner Querfortsatz. *n* Rückgratcanal.

An der Wirbelsäule der Teleostier wird eine Reduction der knorpeligen Anlage charakteristisch. Diese Reduction ist als eine allmähliche nachweisbar und sogar an einer und derselben Wirbelsäule lässt sich die von vorne nach hinten vor sich gehende Abnahme der Knorpelanlage in gewissen Entwickelungsstadien erkennen. In der Regel erscheinen um die Chorda vier, oberen und unteren Bogen zugehörige Knorpelstücke (Fig. 221 b. *k k'*), die sich in verschiedenem Masse an der Bogenbildung betheiligen. Nur selten werden vollständige obere Bogen durch sie hergestellt. Mit dem Auftreten von Knochensubstanz werden diese Knorpel meist ins Innere des Wirbelkörpers eingeschlossen und stellen dann auf senkrechtem Querschnitte ein schräg stehendes Knorpelkreuz vor (vergl. Fig. 223. *k k'*), dessen Schenkel gegen die knöchernen Bogen gerichtet sind. Immer findet sich intervertebrales Wachsthum der Chorda, welches den Wirbelkörper amphicöl erscheinen lässt.

§ 330.

Die Wirbelsäule der Fische ist nur in eine Rumpf- und eine Schwanzregion unterschieden. Beide sind durch das verschiedene Ver-

halten der untern Wirbelfortsätze ausgezeichnet, während die oberen Bogen in Verbindung mit der Wirbelsäule ihr gleichartiges Verhalten beibehalten und meist durch mediane Fortsätze (Proc. spinosi) ausgezeichnet sind. Die untern Bogen erscheinen am Rumpfe in Rippen und diese tragende Querfortsätze (Parapophysen) gegliedert. Am Schwanze erhalten sie sich bei Selachiern und Ganoïden mit dem Wirbelkörper in continuirlicher Verbindung, und laufen, ähnlich den oberen Bogen, in Dornfortsätze aus.

Bei den Teleostiern gehen die rippentragenden Querfortsätze unter allmählicher Convergenz am Caudalabschnitte in untere Bogenbildungen über, die, obwohl sie Dornfortsätze bilden, jenen der Selachier und Ganoïden nicht homolog sind.

Das caudale Ende der Wirbelsäule läuft bei Chimären, Dipnoï und vielen Teleostiern unter gleichmässiger Verjüngung aus, zeigt aber bei den meisten Fischen bedeutende, mit der Entfaltung der Schwanzflosse zusammenhängende Modificationen. Diese betreffen zunächst die unteren Bogenstücke, welche bei den Haien terminal bedeutend verbreiterte Dornfortsätze bilden, denen die vorzüglich ventral entwickelte Schwanzflosse verbunden ist. Bei manchen Haien, mehr noch bei den Stören, geht dieses Schwanzskelet eine sehr ungleiche Differenzirung ein. Die mächtigere Ausbildung der unteren Dornfortsätze ist nämlich von einer Rückbildung der oberen Dornfortsätze wie der oberen Bogen der letzten Caudalwirbel begleitet, woraus eine Aufwärtskrümmung des Caudalendes der Wirbelsäule resultirt. Der bei den Haien untere Lappen der Schwanzflosse empfängt damit eine terminale Stellung.

Bei den Teleostiern tritt noch eine Verkümmerung des Axentheils der Wirbelsäule hinzu. Indem eine Anzahl der letzten meist verschmelzenden Wirbelkörper mit ihren oberen Bogen sich unvollständig oder gar nicht mehr entwickelt, indess deren untere Bogenstücke erhalten bleiben, muss die Aufwärtskrümmung sich in demselben Masse steigern, als Zahl- und Volumsentfaltung der unteren Bogenstücke über die oberen das Uebergewicht gewinnt. Dieser Zustand (Fig. 224) setzt sich durch Rückbildung einer grösseren Anzahl von Wirbelkörpern hier noch weiter fort, so dass nur noch deren untere Bogen bestehen (Physostomen).

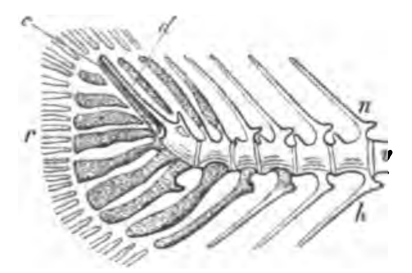


Fig. 224. Ende der Schwanzwirbelsäule eines jungen *Cyprinoiden*. *v* Wirbelkörper. *n* Obere, *h* untere Bogen (die knorpeligen Theile sind punktirt. *c* Ende der Chorda. *d* Deckende Knochenlamelle. *r* Knochenstrahlen der Schwanzflosse.

Endlich verschwinden die Wirbel völlig und die Reste der unteren Bogen des Schwanztheiles verbinden sich als senkrechte Platten mit einem einzigen, das Ende der Wirbelsäule darstellenden Wirbel, von dem

ein aufwärts gerichteter griffelförmiger Fortsatz (Urostyl) das Ende der Chorda aufnimmt (Acanthopteri).

Mit diesen von der Wirbelsäule gebildeten Theilen verbinden sich vom Integumente gelieferte Stützorgane, die in die Schwanzflosse eingehen. Bei Selachiern sind das die sogenannten Hornfäden, bei Ganoïden und Teleostiern Ossificationen, welche die Strahlen der Flosse bilden.

Wie die Schwanzflosse so erhalten auch die anderen unpaaren Flossen ihre Stützorgane theils vom Axenskelete, theils vom Integumente. Bei Selachiern treten von Dornfortsätzen abgegliederte Knorpelstücke in jene Flossenbildungen ein, und gewinnen allmählich eine selbständige Bedeutung. Bei Ganoïden und Teleostiern sind sie als »Flossenstrahlträger« discrete Knochenstücke geworden, aus dem Zusammenhange mit den Dornfortsätzen gelöst. Sie stehen mit den Flossenstrahlen in Verbindung, welche bald aus einzelnen Knochenplättchen zusammengesetzte gegliederte Gebilde sind, bald durch solide Knochenstäbe (Stachelstrahlen) vorgestellt werden.

§ 331.

Bei den Amphibienwirbeln umwächst die knorpelige Anlage der Bogen die Chorda, und bildet an letzterer durch intervertebrale Wucherungen Einschnürungen (Fig. 222. *C*). Bei vielen wird an diesen Stellen die Chorda zerstört. Bei den Anuren persistirt die Chorda in Mitte des Wirbelkörpers, wovon nur jene eine Ausnahme bilden, deren Wirbelkörper über der Chorda angelegt wird (Hyla, Bombinator, Pelobates etc.). Aus dem intervertebralen Knorpel gehen mit dem Auftreten von Gelenkhöhlen die Gelenkenden der Wirbelkörper hervor. Unvollständig sind diese Intervertebralgelenke bei den meisten Urodelen, deren Wirbelkörper alle Stadien der Gelenkbildung erkennen lassen.

Bei anderen Urodelen besitzt der intervertebrale Knorpel nur eine geringe Entwickelung, so dass die Chorda von ihm nur wenig oder auch gar nicht eingeschnürt wird. Sie erhält sich in der ganzen Länge der Wirbelsäule, abwechselnd eingeschnürt und erweitert bei Menobranchus, Siredon, Menopoma. Bei den letzteren tritt die Betheiligung des Knorpels am Aufbau der Wirbel beträchtlich zurück und es lässt sich eine bei den Salamandrinen beginnende bis zu Proteus hinführende Reihe nachweisen, in welcher der Intervertebralknorpel allmählich rückgebildet wird. In demselben Masse als diese Rückbildung stattfindet, wird der Wirbel durch Ablagerungen von knöchernen Schichten dargestellt, die sogar theilweise direct der Chordascheide auflagern können.

Anlagen oberer und unterer Bogen sind am Rumpfe nicht mehr discret, vielmehr scheinen beide hier in einer gemeinsamen Knorpelmasse zusammengetreten zu sein. So geht von hier an ein bei Fischen erkennbares Verhalten verloren und die Anlage des knorpeligen Wirbels wird frühzeitig einheitlich gestaltet.

Die Verkümmerung des hinteren Endes der Wirbelsäule bei den Anuren lässt eine geringe Wirbelzahl zur Entwickelung kommen. Mit dem Verschwinden des Schwanzes bildet sich dann aus einigen Wirbelanlagen ein langes, dolchförmiges, gewöhnlich als Steissbein bezeichnetes Knochenstück (Fig. 225. *c*), so dass mit diesem höchstens zehn Wirbelsegmente unterscheidbar sind. In viel grösserer Zahl erscheinen sie bei den Urodelen, bei Amphiuma bis über 100, Menopoma 48, Salamandra 42, und bei den Cöcilien gegen 230.

Von den Fortsätzen der Wirbel sind die Querfortsätze (*tr*) bei Salamandrinen wenig voluminös, die vorderen meist in zwei Schenkel getheilt, ansehnlicher aber einfach sind sie bei Anuren. Obere Dornfortsätze bestehen nur rudimentär. Gelenkverbindungen der Bogentheile der Wirbel finden sich unter Ausbildung paariger Gelenkfortsätze in allgemeiner Verbreitung.

Durch die Verbindung des Beckengürtels mit der Wirbelsäule trennt sich nicht nur der Caudalabschnitt schärfer vom Rumpftheile, sondern es wird noch ein Sacralabschnitt durch einen Wirbel repräsentirt, der meist durch mächtige Querfortsätze (besonders bei Pipa) sich auszeichnet.

Gegenbaur, Unters. über die Wirbelsäule der Amphibien. Leipzig 1861.



Fig. 225. Wirbelsäule und Becken des Frosches. *tr* Querfortsätze. *s* Sacralwirbel. *c* Steissbein. *il* Ilium. *is* Scham-Sitzbein. *f* Femur.

§ 332.

Um die Chorda dorsalis bildet sich bei den Sauropsiden die Anlage der Wirbelsäule, ähnlich wie bei den Amphibien. Knorpelige Wirbelkörper senden eben solche Bogenstücke aus, die den Rückgratcanal abschliessen. Auch die intervertebrale Einschnürung der Chorda besteht (vergl. Fig. 222. *D*), doch geht die ganze Chorda (mit Ausnahme bei den Ascalaboten) zu Grunde. Die Trennung der continuirlichen Anlage in einzelne Wirbelkörper geschieht ähnlich wie bei den anuren Amphibien, und bei Eidechsen und Schlangen gehen daraus procöle Formen hervor. Bei Crocodilen und Vögeln werden die zwischen den Wirbelkörpern des Halses liegenden Knorpelpartieen der Anlage zu einem besonderen intervertebralen Apparate verwendet.

Von den oberen Bogen erstrecken sich Gelenkfortsätze zu den nächst vordern und hintern Wirbeln. Sie sind sehr entwickelt an der Halswirbelsäule der Schildkröten. Obere Dornfortsätze finden sich in verschiedenem Masse, besonders an den Rumpfwirbeln, bei den Crocodilen und vielen Eidechsen auch noch an den Schwanzwirbeln vor. Querfortsätze nehmen entweder vom Wirbelkörper selbst, oder doch dicht an

diesem ihren Ursprung. Sie sind an der Rumpf- und Schwanzwirbelsäule der Crocodile ansehnlich entfaltet, am meisten jedoch bei den Schildkröten, wo sie von den im Integumente entstandenen Knochenplatten des Rückenschildes umwachsen werden. In einen oberen und unteren Theil gespalten erscheinen sie bei Schlangen. Rippen sind bei Reptilien und Vögeln längs des ganzen Rumpftheiles der Wirbelsäule vorhanden, und fehlen nur den Schildkröten.



Fig. 226. Halswirbel von Vultur cinereus. *c* Körper. *p* Bogenstücke. *s* Dornfortsatz. *co* Rippenrudiment.

Die bei den Reptilien beweglichen Halsrippen verwachsen bei den Vögeln (Fig. 226. *co*) mit den Wirbeln und begrenzen mit letzteren ein Foramen transversarium.

Untere Bogen finden sich am Caudaltheile der Wirbelsäule bei Eidechsen, Schildkröten und Crocodilen, wo sie sich immer zwischen zwei Wirbelkörpern befestigen und zur Herstellung eines Caudalcanals beitragen. Rudimentär sind sie bei den Vögeln vorhanden. Ganz verschieden hiervon sind untere Fortsätze, die bei Schlangen, Eidechsen und Vögeln direct von den Wirbelkörpern ausgehen.

Die Vergleichung mit den Amphibien lässt an der Wirbelsäule der Reptilien und Vögel eine reichere Gliederung wahrnehmen. Durch die Verbindung einer Anzahl von Rippen mit einem Brustbein sondert sich sowohl ein Halstheil der Wirbelsäule, wie auch ein Lendentheil schärfer. Der letztere umfasst die präsacrale, mit nur kurzen Rippen ausgestattete Wirbelgruppe und ist deutlich bei Eidechsen und Crocodilen. Die mangelnde Sternalverbindung bei Schlangen lässt Brust- und Halsabschnitt indifferent erscheinen, wie auch eine Lendenregion nicht unterscheidbar ist. Auch

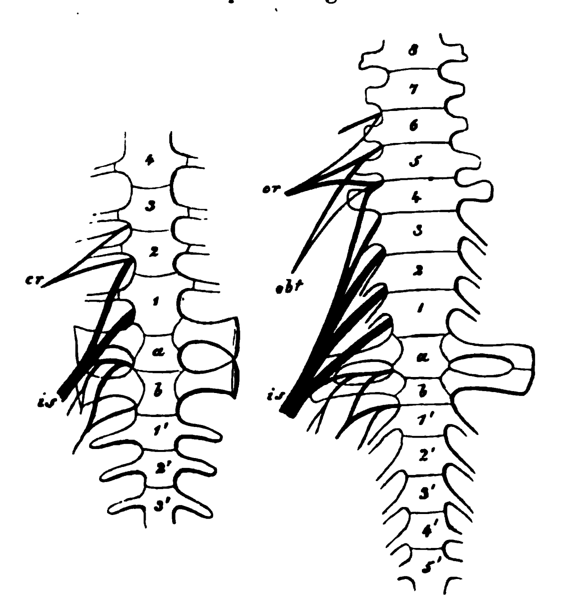


Fig. 227. Sacraltheil der Wirbelsäule eines Reptils mit den benachbarten prä- und postsacralen Wirbeln.

Fig. 228. Sacraltheil der Wirbelsäule eines Vogels.

Beide schematische Figuren sind von der ventralen Fläche dargestellt und zeigen linkerseits die Nervengeflechte. Für beide Figuren: *a* erster Sacralwirbel, *b* zweiter Sacralwirbel. 1, 2, 3, 4 ... Präsacralwirbel. 1', 2', 3', 4' .... Postsacralwirbel (Caudalwirbel).

bei den Schildkröten bieten die Wirbel des Rumpfes ein gleichartiges Verhalten dar. Die Differenzirung jener Abschnitte ist keine scharfe, insofern bei Eidechsen und Crocodilen wie bei Vögeln die letzten Rippen des Halstheiles nur wenig an Länge von den nächstfolgenden an das Sternum gelangenden verschieden sind. Aehnliches gilt vom Lendentheile der Eidechsen, der bei den Vögeln sogar mit dem eigentlichen Sacralabschnitt sich verbindet. Der sacrale Theil der Wirbelsäule bietet eine Vergrösserung, indem bei Reptilien mindestens noch ein zweiter Wirbel (Fig. 227. *a b*) zu dem schon bei Amphibien vorhandenen tritt. Diese Wirbel gehen zugleich festere Verbindungen ein, und verschmelzen völlig unter einander bei den Vögeln, zu deren primitiven Sacralwirbeln (Fig. 228. *a b*) noch eine grössere Anzahl präsacraler und postsacraler Wirbel sich fügt, die alle mit dem Darmbein Verbindungen eingehen. Im sogenannten Sacrum der Vögel sind sowohl thorakale als lumbale wie caudale Wirbel zu erkennen, welche die Gesammtzahl bis auf 23 (bei Struthionen) erheben. Die beiden echten Sacralwirbel sind bei Hühnervögeln, vielen Schwimmvögeln, auch bei Raubvögeln sehr deutlich unterscheidbar.

Die schwankendsten Verhältnisse bietet der Caudalabschnitt, an welchem sowohl bei Schildkröten als Vögeln eine bedeutende Reduction sich ausspricht.

Unter den Vögeln tritt bei den Carinaten ausser der Reduction der Zahl auch eine Verschmelzung von 4—6 discret angelegten Wirbeln ein, woraus der letzte, ein grösseres Stück darstellende, gewöhnlich als »Steissbein« oder »Pflugscharbein« bezeichnete Abschnitt der Wirbelsäule hervorgeht, der in Anpassung an die Beziehung zu den Steuerfedern meist in eine senkrechte Platte sich auszieht.

§ 333.

Bei den Säugethieren umwächst die knorpelige Anlage der Wirbelsäule die Chorda dorsalis und bildet an der je einem Wirbelkörper entsprechenden Stelle eine Einschnürung, so dass die Chorda sich intervertebral länger erhält (Fig. 222 *E*). Aus dem sie hier umgebenden Gewebe bildet sich die intervertebrale Bandscheibe aus, in welcher der Chordarest als »Gallertkern« fortbesteht. Von den Wirbelkörpern aus erstreckt sich der Knorpel in die oberen Bogen. Sowohl im Wirbelkörper als an den Bogen entstehen selbständige Ossificationen und die von da aus verknöchernden Stücke verschmelzen erst nach Abschluss des Wachsthums.

Die Bogen bilden an den meisten Wirbeln Dornfortsätze. Bei den langhalsigen Ungulaten (Giraffe, Kameel, Pferd) fehlen sie an der Halswirbelsäule, sind dagegen am Rumpftheile bedeutend entwickelt. Letzteres gilt auch von den Cetaceen, an deren Caudaltheil sie noch ansehnlicher sind. Allgemein bestehen Gelenkfortsätze, die nur bei den Cetaceen Rückbildungen erlitten haben. Als Querfortsätze pflegt man sehr ver-

schiedenartige Bildungen zu bezeichnen, die bald von den Wirbelbogen, bald von den Körpern entspringen. Den einfacheren Zustand bieten diese Processus transversi an der Hals- und Brustregion. An ersterer erleiden sie eine Complication durch die Verbindung mit Rippenrudimenten, die mit ihnen verwachsend ein Foramen transversarium umschliessen helfen. An der Brust tragen sie gleichfalls Rippen, die ihnen ventralwärts angeschlossen sind. Doch können sie auch terminal Rippen tragen, wie die hinteren Brustwirbel der Cetaceen. Beim Uebergang der Brustwirbel in den Lumbaltheil der Wirbelsäule erscheint in grosser Verbreitung eine Differenzirung der Querfortsätze in drei besondere Fortsätze. Nach vorne gerichtete, zuweilen sehr ansehnlich werdende Höcker bilden die Processus mamillares, die auch auf die Wurzel der vorderen Gelenkfortsätze rücken können. Nach hinten und aufwärts gerichtete Fortsätze stellen die Proc. accessorii vor, und ein dritter Fortsatz ist lateral, häufig auch abwärts gerichtet, und bildet die Proc. transversi (Pr. laterales) der Lendenwirbel.

Die einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule sind bei den Säugethieren schärfer als bei den Reptilien und Vögeln differenzirt. Vornehmlich ist es die Halsregion, die, durch den constanten Besitz von 7 Wirbeln ausgezeichnet, von dem Brustabschnitte sich bestimmter abgrenzt, indem ihre Rippenrudimente zu den Brustrippen nur ausnahmsweise allmähliche Uebergänge bieten. Eine Vermehrung der Halswirbel bei Bradypus auf 8 oder 9 erklärt sich aus dem Uebergange von Brustwirbeln in den Halsabschnitt, ebenso wie eine Verminderung auf 6 bei Choloepus und dem australischen Manati aus einer vollständigen Entwickelung der Rippe des siebenten Halswirbels ableitbar ist.

Die Lendenregion ist durch den Mangel beweglicher Rippen ausgezeichnet. In der Sacralregion findet sich meist nur ein das Darmbein tragender Wirbel, dem sehr häufig noch ein zweiter sich ähnlich verhält. Seltener erstreckt sich die Darmbeinverbindung noch auf einen dritten Wirbel. Indem diese untereinander und noch mit einem oder einigen Caudalwirbeln verschmelzen, bildet sich ein einheitlicher Abschnitt als »Os sacrum« aus, an welchem wir also die echten Sacralwirbel von den unechten aus Caudalwirbeln entstandenen zu unterscheiden haben. Bei Edentaten wird die Zahl der Sacralwirbel durch Verbindung der Sitzbeine mit der Caudalwirbelsäule vermehrt. Auf diese Weise entsteht eine Ausdehnung des Sacraltheiles über 8—9 Wirbel.

Der Schwanztheil der Wirbelsäule ist auch bei den Säugethieren der variabelste, er bietet innerhalb der meisten Abtheilungen sowohl Zustände grosser Entwickelung, als auch bedeutende Rückbildungen. So erhebt sich die Wirbelzahl bei den Affen bis auf 30, um bei einigen selbst unter jene Zahl zu sinken, welche noch beim Menschen sich erhalten hat.

Wie sich dadurch der letzte Abschnitt dem vordersten oder Halstheil entgegensetzt, so ist der zwischen inne liegende bezüglich der Zahlenverhältnisse minder constant als der Halsabschnitt, aber auch minder

schwankend als der Caudaltheil der Wirbelsäule. Die Zahl der Dorsolumbalwirbel stellt sich sehr hoch bei den Halbaffen (23—24 bei Lemur), bei Choloepus (27), bei Einhufern (24) u. a., am höchsten bei Hyrax (29). Geringer ist sie bei den übrigen Abtheilungen.

Innerhalb der grösseren Abtheilungen spricht sich die gemeinsame Abstammung der einzelnen Gattungen in einer ziemlich vollständigen Uebereinstimmung der Gesammtzahl der Dorsolumbalwirbel aus. Für die Beutelthiere und Artiodactylen ergeben sich durchgehend 19; und ebenso viel oder 20 herrschen bei den meisten Nagern, den Raubthieren (21 bei Paradoxurus und Procyon) und der Mehrzahl der Primaten, während sie bei einigen der letzteren auf 18 oder 17 sinkt, womit zugleich die meisten Chiropteren übereinstimmen.

Die Verschiedenheiten innerhalb der Dorsolumbalregion entspringen dann aus dem Verhalten der Rippen, deren Rückbildung eine Vermehrung der Lumbalwirbel hervorruft.

§ 334.

Bei den mannichfachen Differenzirungen der Wirbel sind die extremen Zustände in der Regel durch Uebergangsformen verknüpft. Nur an den beiden vordersten Wirbeln prägt sich eine ausschliesslich auf diese beschränkte Einrichtung aus, die aus der Verbindungs- und Bewegungsweise des Schädels an dem Rückgrate hervorgeht.

Bei den Fischen bestehen in der Verbindung zwischen Schädel und erstem Wirbel zuweilen eigenthümliche Einrichtungen, bei Rochen sogar Gelenke, die auch bei Teleostiern an seitlichen Fortsätzen sich finden. Andere Modificationen beginnen bei den Amphibien. Der erste Halswirbel ist ringförmig, indem er gewöhnlich der Querfortsätze entbehrt, die nur bei Verschmelzung mit dem folgenden Wirbel vorkommen (Pipa). Dieser erste Wirbel wird als Atlas bezeichnet. Bei den Reptilien bleibt der Körper des Atlas, vor jenem des zweiten, als Epistropheus unterschiedenen Wirbel gelagert, von seinen Bogenstücken getrennt, und verbindet sich enger mit dem Körper des Epistropheus als mit letzteren. Dabei entsteht unter diesem Körper ein besonderes, die Bogenstücke ventral vereinigendes Stück, und bei den Crocodilen findet sich noch ein dorsales Schlussstück des Bogentheils. Bei den Schlangen verwächst in der Regel der dem Körper des Atlas entsprechende Theil mit dem zweiten Halswirbel, und bildet dessen Zahnfortsatz, ebenso bei den Vögeln, bei welchen auch die ventrale Bogenverbindung im Vergleich zu jenem »Processus odontoïdes« eine bedeutendere Grösse erreicht.

Das Verhalten bei den Reptilien repräsentirt bei den Säugethieren einen embryonalen Zustand, der bei den Monotremen länger währt, als bei den Uebrigen, und selbst bei Beutelthieren häufig durch Trennung des Atlaskörpers vom Epistropheus fortbesteht. Sonst geht der Körper des Atlas vollkommen in den Zahnfortsatz des Epistropheus auf. Die untere Vereinigung der Bogen wird bei Marsupialien nur durch ein Ligament

hergestellt oder es entsteht an dessen Stelle ein distincter Knochen, bei den Monodelphen eine knöcherne ventrale Spange zwischen den beiden Bogenhälften.

Rippen.

§ 335.

Als Rippen bezeichnet man Skelettheile, die aus den unteren Bogenstücken der Wirbel hervorgingen, vorübergehend oder dauernd mit der Wirbelsäule beweglich verbunden sind, und in der Regel einen subvertebralen Raum spangenartig umziehen. Dieser Raum zerfällt in zwei, sowohl nach dem Umfange, als nach den eingelagerten Organen differente Abschnitte. Der vordere ist die Leibeshöhle. Der hintere Abschnitt setzt sich in den Schwanz fort und bildet den engen, zuweilen in zwei übereinander verlaufende Theile geschiedenen Caudalcanal. So sehen wir die Verhältnisse bei Fischen, bei denen auch in der Gliederung der Körperregionen die indifferentesten Zustände walten.

Die Vergleichung der Contenta der beiden Strecken des subvertebralen Raumes lässt eine Verschiedenheit ihrer Volumzustände wahrnehmen. Während im Caudalcanal Blutgefässe oder höchstens noch Theile der Nieren eingelagert sind, in allen Fällen Organe von wenig variablem Volum, werden an den Organen der Leibeshöhle bedeutende, häufig in regelmässiger Folge von Füllung und Entleerung sich äussernde Volumschwankungen wahrnehmbar. Diesem Verhalten entsprechen die an den unteren Bogen wahrnehmbaren Einrichtungen. Sie erscheinen als unmittelbare Fortsätze der Wirbel am caudalen Abschnitt, und sind unbeweglich: dagegen sind sie am abdominalen Abschnitte *in Anpassung an den veränderlichen Umfang* des von ihnen umspannten Raumes von den Wirbeln abgegliedert und mehr oder minder beweglich den Wirbelkörpern oder davon ausgehenden Fortsätzen (Querfortsätzen) angefügt.

Somit betrachten wir die Rippen als Differenzirungen des unteren Bogensystems, von welchem je nach der Ausdehnung der Leibeshöhle längs der Wirbelsäule eine verschieden grosse Zahl von Bogenstücken in die freiere Rippenform übergeht. Diese die Genese der Rippen erklärende Auffassung lässt dann die *nach Art der Rippen* sich verhaltenden, aber nicht mehr die Leibeshöhle umschliessenden unteren Bogenbildungen nicht als primitive Gebilde beurtheilen, sondern als solche, die einmal Rippen waren, und somit eine bedeutendere Ausdehnung der Leibeshöhle nach hinten voraussetzen.

§ 336.

Nachdem die indifferenten unteren Bogen bereits bei der Wirbelsäule ihre Beachtung fanden, liegen uns hier nur die Rippen und ihre Derivate vor. Sie fehlen nur den Leptocardiern und Cyclostomen voll-

ständig, auch den Chimären. Bei den übrigen Wirbelthieren treffen wir sie bald in rudimentärer Form, bald ausgebildet und dann auch zu einem ventralen Abschlusse gelangend. Letzterer lässt ein besonderes Skeletstück, das Sternum, hervorgehen.

Sämmtliche Rumpfwirbel können Rippen tragen. Meist ganz gleichartig erstrecken sie sich bei den Fischen bis zur Caudalregion. Niemals gehen sie untere, ventrale Verbindungen ein, denn wo sie hier mit anderen Skelettheilen zusammenhängen, gehören diese dem Hautskelet an (Clupeiden). Rudimentär treffen wir sie bei den Selachiern, meist nur durch kurze Knorpelstückchen vorgestellt, ansehnlicher sind sie bei den Stören (Acipenser). Sie finden sich nicht in der unmittelbaren Umschliessung der Leibeshöhle, sondern lagern mehr oder minder weit in der Muskulatur, wodurch die oben für die Entstehung der Rippen gegebene Erklärung nicht beeinträchtigt wird.

Die Ganoïden mit knöchernem Skelete besitzen die Rippen in vollständiger Ausbildung. Am Caudalabschnitte der Wirbelsäule gehen sie wie bei Selachiern und Stören allmählich in untere Bogen über, die anfangs auf dieselbe Weise wie vorher die echten Rippen mit den Wirkelkörpern verbunden sind.

Bei den Knochenfischen bieten sich bezüglich der Rippen sehr variable Verhältnisse. Häufig sind sie rudimentär oder fehlen vollständig (Lophobranchier, Gymnodonten u. a. m.). Dass auch untere Bogen Rippen tragen können (Fig. 229. *C*), ist aus derselben oben beurtheilten Genese der unteren Bogen der Teleostier verständlich. In einzelnen Abtheilungen der Physostomen erleiden die vordersten Rippen Umbildungen, indem aus ihnen mit der Schwimmblase sich verbindende Knochen hervorgehen, die eine zum Gehörorgane leitende Kette formiren (Cyprinoïden). Rippenartige Gebilde sind bei Polypterus zwischen dorsale und ventrale Seitenrumpfmuskeln eingelagert, bis zum Integumente sich erstreckend. Sie finden sich ebenso bei Amia und den Physostomen, zuweilen sehr mächtig, so dass sie für die eigentlichen Rippen angesehen werden. Meist sind sie gleich vom Anfange an gabelig getheilt.

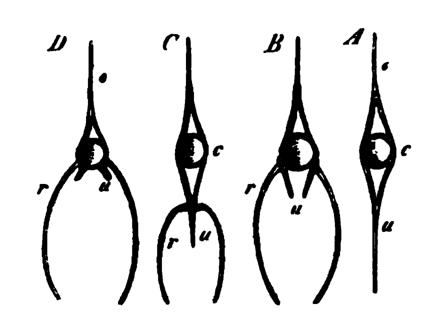


Fig. 229. Verschiedenes Verhalten der Rippen und der Querfortsätze bei Teleostiern. *c* Wirbelkörper. *o* Obere Bogen. *u* Querfortsätze. *r* Rippen.

Unter den Amphibien bieten die Gymnophiona die vollkommenst entwickelten Rippen, die nur dem ersten und dem letzten Wirbel abgehen. Rudimentär treten sie bei den Urodelen auf, als kurze, mit zwei Schenkeln beweglich angefügte Stücke, nach hinten in einfachere Formen übergehend. Wie schon bei Selachiern, erstrecken sie sich in die Musku-

latur. Auch der Querfortsatz des Sacralwirbels trägt ein Rippenrudiment, welches die Verbindung mit dem Becken vermittelt. Bei den Anuren sind sie gleichfalls rudimentär, oder fehlen gänzlich.

§ 337.

Unter den Reptilien dürften sich die Schildkröten den anuren Amphibien anreihen, Rippen fehlen am Halstheile der Wirbelsäule gänzlich, und von den rippenartigen Fortsätzen, die am Rumpfe mit Hautknochen sich verbinden, ist zweifelhaft, ob sie nicht den Querfortsatzbildungen zuzuweisen seien. Bei den übrigen Reptilien ist eine Verbreitung der Rippen an fast allen Rumpfwirbeln vorhanden. Eidechsen und Schlangen fehlt die Rippe des Atlas, bei ersteren auch wohl die des zweiten Halswirbels. Während bei ihnen ein Theil der Rumpfrippen mit einem Sternum verbunden ist und dadurch eine grössere Scheidung der rippentragenden Abschnitte der Wirbelsäule bedingt, verhalten sich die Rippen der Schlangen vom zweiten Halswirbel an bis zum Rumpfende in ziemlich gleichartiger Weise. Alle zeichnen sich durch sehr bewegliche Verbindung mit der Wirbelsäule aus.

Die mit dem Sternum verbundenen Rippen der Eidechsen und Crocodile sind immer in mehrere Abschnitte gesondert, von denen meist nur der obere, vertebrale, vollständig ossificirt. Die sternalen Enden bleiben

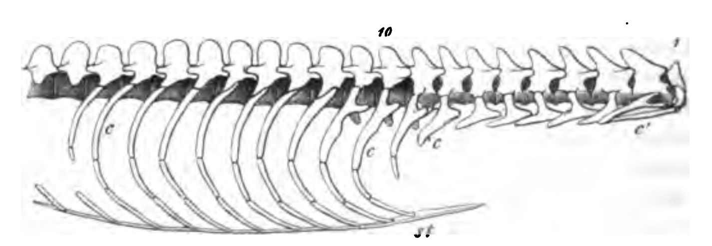


Fig. 230. Hals- und Brustwirbelsäule von Crocodilus. c Rippen. c' Rippe des Atlas. st Sternum.

in der Regel knorpelig und fügen sich nur zu wenigen Paaren direct dem Sternum an. Eine grössere Anzahl verbindet sich nicht selten zu einem dem hinteren Sternalende angefügten Knorpelbogen. Die Trennung einer Rippe in zwei Stücke kommt schon an den letzten Halsrippen vor und bildet damit einen Uebergang zu dem Verhalten der Brustrippen.

Die Verbindung der Halsrippenrudimente mit der Wirbelsäule führt bei den Vögeln an dem grössten Theile der Halswirbelsäule zu einer völligen Verwachsung, dagegen ist ihre Verbindung an den letzten Halswirbeln freier, und bildet einen Uebergang zu den das Sternum erreichenden Brustrippen. Die letzteren treffen sich, wie bei Eidechsen, in geringerer Anzahl und sind gleichfalls in ein vertebrales und sternales Stück (Os sternocostale) geschieden. Die vertebralen Stücke sind durch rück-

wärts gerichtete Fortsätze (Processus uncinati) ausgezeichnet, welche an den Körper der nächstfolgenden Rippe sich anlagern und dem Thorax ein festeres Gefüge verleihen. Diese Einrichtung kommt auch manchen Sauriern (Sphenodon) zu und besteht auch bei Crocodilen. Diese Fortsätze sind nicht knorpelig angelegt, sondern sind secundäre Ossificationen. Bei den Vögeln entbehrt der ins Sacrum aufgenommene Lumbaltheil der Wirbelsäule der Rippen, dagegen finden sich unzweifelhafte Rudimente an den echten Sacralwirbeln vor, so dass das Ilium auch hier nicht direct mit den Wirbeln, sondern mit den jenen angefügten Rippenrudimenten sich verbindet. Aehnliche Rudimente sind auch bei Crocodilen erkennbar. Bei entwickelter Schwanzregion bestehen an demselben die gleichen, den Caudalcanal umschliessenden Gebilde, die oben als Rippenrudimente gedeutet sind.

Bezüglich der Costo-Vertebralverbindung ist bei Sauriern, Crocodilen und Vögeln eine doppelte Anfügestelle verbreitet, indem die Rippe mit einem Capitulum (β) am Körper, mit einem Tuberculum (a) am Querfortsatze articulirt. Für die hinteren Rippen bahnt sich allmählich eine einfache Verbindung an.



Fig. 231. Thorsalwirbel von Buteo vulgaris. *c* Körper des Wirbels *s* Oberer Dornfortsatz. *tr* Querfortsatz. *io* Rippe. *a* Tuberculum. *β* Capitulum.

Bei den Säugethieren sind die Halsrippen vollständig in die Wirbel aufgegangen und nur hin und wieder tritt am letzten Halswirbel eine freie Rippe auf. Die in verschiedener Zahl vorhandenen Brustrippen lassen die Trennung in die zwei oben erwähnten Stücke darin erkennen, dass die Verknöcherung nie die ganze Rippe gleichmässig ergreift, sondern eine sternale Portion knorpelig lässt. Wenn auch diese verknöchert (Edentaten, Cetaceen), so bildet sie ein selbständiges Stück, welches bei Ornithorhynchus an den fünf letzten Rippen, ähnlich auch bei Manis, nochmals getheilt ist.

Nur die vorderen Rippen erreichen das Brustbein. Die hinteren verbinden sich entweder mit dem Sternalende nächstvorderer, oder sie laufen frei aus, und schliessen somit an rudimentäre Formen an, zu welch' letzteren auch die bei Cetaceen vorkommenden, sogar der Verbindung mit der Wirbelsäule entbehrenden letzten Rippen gehören. In der Lendenregion sind die Rippen mit den Querfortsätzen verschmolzen. Dass der Querfortsatz selbst die Rippe repräsentire, ist jedoch nicht begründbar. Viel bestimmter sind Rudimente von Rippen an den 2—3 ersten Sacralwirbeln nachweisbar, wo sie wie in den unteren Classen die Verbindung mit dem Darmbein vermitteln. Sie erscheinen hier unter der Form den Querfortsätzen angefügter ventraler Stücke. Endlich bestehen bei langgeschwänzten Säugethieren auch die als untere Bogen erscheinenden Rippenrudimente. Die für die Halsrippen allgemeine doppelte Verbindung setzt sich auf den Brustabschnitt fort, vereinfacht sich aber für die hinteren Rippen.

Sternum.

§ 338.

Das **Brustbein** bildet den ventralen Abschluss des durch die Rippen dargestellten Bogengerüstes. Es entsteht aus einer mit den Rippen gleichen Anlage, als ein die betreffenden Rippen jederseits unter einander verbindender Knorpelstreif. Es erscheint somit als paariger Skelettheil, aus dessen medianer Verschmelzung das spätere Verhalten hervorgeht. Wir treffen es erst bei den Amphibien. Es lässt also für diese einen Zustand voraussetzen, in welchem die Rippen zu einer sternalen Verbindung gelangt waren. Von diesem Zustande hat sich hier, ausser den Rippenrudimenten, nur der die Sternalanlage vorstellende Theil erhalten, dessen Conservirung durch die Verbindung mit dem Schultergürtel verständlich wird. So erscheint es bei den Salamandrinen als eine breite dünne Knorpelplatte, die zur Aufnahme der Coracoïdstücke des Schultergürtels tiefe Falze zeigt. Bei den Anuren (Fig. 232. *p*) tritt es sogar an den hinteren Rand der unter einander median vereinigten Coracoïdea (*co*) und stellt einen theilweise ossificirenden Anhang des Schultergürtels vor, an dem sich das hintere Ende als breite Knorpelplatte erhält.

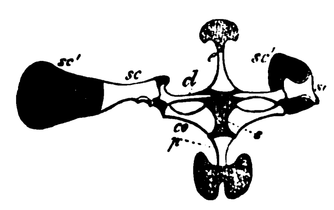


Fig. 232. Sternum und Schultergürtel von Rana temporaria. *p* Körper des Sternum. *sc* Scapula. *sc'* Suprascapulare. *co* Coracoïd, in der Medianlinie mit dem der andern Seite verschmolzen *s*. *cl* Clavicula. *e* Episternum. Die knorpeligen Theile sind schraffirt.

An die breiteren Sternalformen der Amphibien schliesst sich die Brustbeinplatte der Eidechsen und Crocodile an. Man trifft sie hier meist von rhomboidaler Gestalt und in ähnlichen Beziehungen zum Schultergürtel (Fig. 233. *s*). Dem häufig knorpelig bleibenden Sternum (Fig. 233. *s*) verbinden sich meist nur wenige Rippenpaare und an seinem Hinterrande entsendet es einen oder zwei gleichfalls Rippen aufnehmende Fortsätze. In dem paarigen Vorkommen dieses zweiten Sternaltheiles ist eine Fortdauer des embryonalen Verhaltens zu sehen.

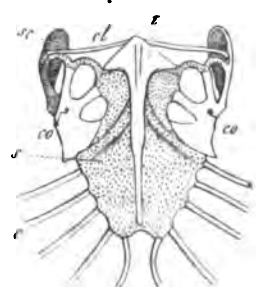


Fig. 233. Sternum und Schultergürtel von Uromastix spinipes. *s* Sternalplatte, seitlich Rippenpaare stützend, nach hinten mit zwei Fortsätzen versehen. *sc* Scapula. *co* Coracoïd. *cl* Clavicula. *t* Episternum. Die knorpeligen Theile des Sternum und der Coracoïdea sind punktirt dargestellt.

Das stets ossificirte Sternum der Vögel ist die weiter entwickelte Sternalplatte der Reptilien, an welcher das hintere Stück nicht mehr sich ausbildet. Es nimmt gleichfalls nur wenige (bis 6) Rippenpaare auf. Als ein breites, vorne stark gewölbtes Knochenstück trifft man es bei den Ratiten. Die Carinaten dagegen sind

durch eine an der vorderen convexen Fläche des Brustbeins vorspringende Crista (Fig. 234. *crs*) ausgezeichnet, welche als Oberflächenvergrösserung für Muskelursprünge dient. Die Gestalt des Sternums steht somit mit der Entfaltung der Muskulatur in Zusammenhang, wie auch der Umfang des Sternums und seiner Crista der Ausbildung des Flugvermögens entspricht. Das hintere Ende zeigt sehr häufig paarige, durch Membranen verschlossene Oeffnungen (Raub- und Schwimmvögel); durch Durchbruch der Umgrenzung dieser Oeffnungen gegen den hinteren Sternalrand entstehen Ausschnitte, zwischen denen die sogen. Processus abdominales vorspringen (Fig. 235). Auch durch seine Verbindung mit dem Schultergürtel bietet das Sternum der Vögel enge Anschlüsse an die entsprechenden Verhältnisse der Reptilien.



Fig. 234. Sternum von Buteo vulgaris (etwas schräg von der Seite gesehen). *crs* Crista sterni. *f* Furcula. c Coracoïd.



Fig. 235. Sternum von Numida meleagris (von vorne). *crs* Crista sterni. *c* Coracoïd.

Bei den Säugethieren scheint das Sternum von dem der vorhergehenden Classen durch seine in der Ossification ausgesprochene reichere Gliederung ausgezeichnet. Es setzt sich, wenn auch durch continuirlichen Knorpel angelegt, aus hinter einander gereihten Knochen zusammen, die nicht selten aus paarigen Ossificationskernen entstehen und häufig zu einem Stücke verschmelzen.

Von Einfluss auf die Gestaltung des Sternums ist die Beziehung zum Schultergürtel. Bei Verbindung mit Schlüsselbeinen zeichnet sich der vorderste Abschnitt durch grössere Breite aus, er bildet das Manubrium. Auf der Vorderfläche dieses Abschnittes bildet sich bei den fliegenden Säugethieren ein leistenförmiger Vorsprung aus (Fig. 236. *c'*), der functionell mit der Crista der Vögel übereinstimmt. Bei fehlenden Schlüsselbeinen ist das Vorderende des Sternums meist ansehnlich verschmälert. Das Hinterende läuft in allen Fällen in ein medianes, häufig knorpelig bleibendes Stück (Fig. 237 *x*) (Processus xiphoïdes) aus.

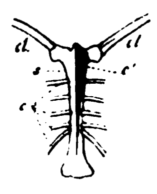


Fig. 236. Sternum von Vespertilio murinus. *s* Sternum. *c'* Crista. *cl* Clavicula. c Rippen.

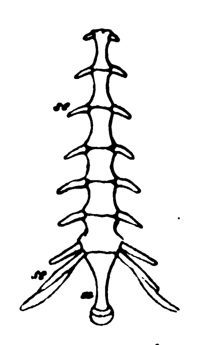


Fig. 237. Sternum von Cervus capreolus. *ss* Rippenknorpel. *x* Schwertfortsatz.

Mit dem Sternum erscheint in grosser Verbreitung ein besonderer Skelettheil, das Episternum, welches in zwei nach Entstehung und Verbindungsweise verschiedenen Formen vorkommt.

In der einen wird das Episternum nur durch Knochengebilde vorgestellt, welche der ventralen Fläche des Sternum aufliegen. So erscheint es bei den Reptilien als ein kreuz- oder T-förmiges Knochenstück (Fig. 233 *t*), dessen beide Aeste die Schlüsselbeine tragen, während das Mittelstück sich an das Sternum schliesst, oder sogar mit ihm verwächst (Ascalaboten). Bei den Crocodilen sind mit den Schlüsselbeinen auch die Queräste des Episternums verloren gegangen, und bei den Chamäleonten fehlt das ganze Episternum. Auch bei den Vögeln wird es vermisst.

Der zweite Typus dieser Bildungen besteht aus knorpelig präformirten Skelettheilen, die vor dem Sternum liegen. Die ungeschwänzten Amphibien besitzen ein hieher gehöriges Gebilde (Fig. 232 *e*) als ein durch die Coracoïdstücke vom Sternum getrenntes und somit vor dem Schultergürtel gelagertes Knochenstück.

Bei den Säugethieren bildet das Episternum stets ein Zwischenglied zwischen Sternum und Schlüsselbein. Es erscheint bei den Monotremen, als ein dem Sternum angefügter, in zwei seitliche Aeste auslaufender Knochen. Bei den Beutelthieren (Didelphys) bleiben die seitlichen Aeste (Fig. 238) beweglich, während das Mittelstück mit dem Sternum verschmilzt. Dadurch wird bei anderen eine Auflösung des Episternum herbeigeführt. Dann erscheinen nur die seitlichen Stücke entweder als Knorpel, oder auch als knöcherne Theile und schliessen sich dem Sternalende der Clavicula an (Nagethiere, Insectivoren, Edentaten). Bei den Primaten bilden diese Episternalgebilde die Zwischenknorpel des Sternoclaviculargelenks.

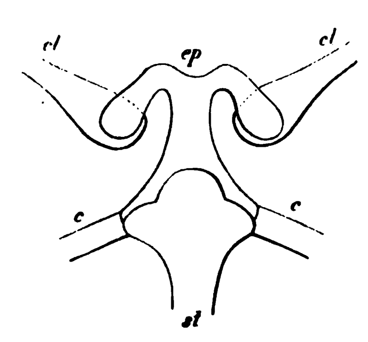


Fig. 238. Episternum mit seinen Verbindungen von einer jungen Beutelratte. *st* Vorderes Ende des Sternums (ossificirt). *ep* Episternum (knorpelig). *cl* Clavicula. *c* Die beiden ersten Rippen.

GEGENBAUR, C., Ueber die episternalen Skelettheile und ihr Vorkommen bei den Säugethieren und beim Menschen. Jen. Zeitschr. I. — PARKER, W. K., Structure and developement of the Shoulder girdle and Sternum. Ray Soc. 1868.

Kopfskelet.

§ 339.

Der indifferente Zustand eines Kopfes lässt bei den Acrania kein discretes Kopfskelet unterscheiden. Sowenig aber der Kopf der Cranioten als eine absolute Neubildung gelten kann, ebenso wenig kann dies vom

Kopfskelet angenommen werden, und wenn bei Amphioxus der vordere respiratorische Körperabschnitt potentia dem Kopfe der Craniota entspricht, so müssen auch die dort vorhandenen Skelettheile einem Kopfskelet potentia homolog sein. Dies betrifft jene Chordastrecke sammt dem von ihr aus den vordern Abschnitt des Centralnervensystems umschliessenden Gewebe, sowie das Gerüste der Athemhöhle.

Bei den Cranioten ist dieser vordere Körpertheil vom hintern nicht blos ventral, sondern auch dorsal different, und empfängt mit der Veränderung seines functionellen Werthes durch Beziehungen zu zahlreichen anderen Organen bedeutende Eigenthümlichkeiten, die ihn als Kopf unterscheiden lassen und ihm damit eine Superiorität über den übrigen Leib zugestehen. Er steht in Beziehung zu dem Eingange des Nahrungscanals, trägt die wichtigsten Sinnesapparate und birgt den zum Gehirne entfalteten Theil des centralen Nervensystems. Diese Beziehungen sind ebenso viele Causalmomente für die eingetretene Umgestaltung.

An dem Kopfskelet sind 1) der Schädel und 2) das Kiemenskelet unterscheidbar.

1) Als Schädel (Cranium) bezeichnet man den in der Fortsetzung des Rückgrats liegenden, ein Continuum bildenden Theil des Axenskelets. Er hat mit ersterem eine Reihe von Einrichtungen gemein, indem er einer Summe von Körpern und oberen Bogen von Wirbeln entspricht. Dieses findet sich nicht blos in der Textur, sondern auch in den Structurverhältnissen ausgedrückt, sowie in Bezug auf das centrale und peripherische Nervensystem. Die Chorda dorsalis setzt sich in den Basaltheil des Craniums fort, bald dauernd, bald nur vorübergehend. Durch die Ausbildung höherer Sinnesorgane kommt dem Cranium eine weitere Bedeutung zu. Ein hinterer Abschnitt umschliesst jederseits das Hörorgan und kann als Ohrkapsel unterschieden werden. Darauf folgt jederseits nach vorne zu eine die Augen beherbergende Einbuchtung (Orbita), indess am vordersten Theile Höhlungen zur Aufnahme des Riechorgans bestehen. Der ursprüngliche Zustand dieses Craniums ist knorpelig, er bildet das »Primordialcranium«.

2) Mit dem knorpeligen Schädel verbindet sich ein den Anfang des Nahrungscanals umschliessendes, ursprünglich gleichfalls knorpeliges Bogensystem, die Kiemenbogen, eine den Rippen der Wirbelsäule im Allgemeinen ähnliche, aber doch nicht ganz damit homodyname Einrichtung. Die einzelnen Bogen sind verschieden gestaltet, verweisen aber sämmtlich auf eine primitive Gleichartigkeit. Die Mannichfaltigkeit ihrer Form ist von einer aus verschiedenartigen Anpassungen hervorgegangenen Differenzirung ableitbar.

§ 340.

Die Beziehungen des Kopfskelets zur Wirbelsäule riefen Versuche hervor in ersterem eine Zusammensetzung aus einzelnen den Wirbeln

gleichartigen Abschnitten nachzuweisen, wonach das Kopfskelet nur als eine Modification der Wirbelsäule erschien. Man glaubte dabei in dem Verhalten einzelner Segmente des knöchernen Schädels Anhaltepunkte zu jener Vergleichung zu finden, die sich jedoch in dem Masse unsicher herausstellte, als sie einen bereits sehr modificirten Zustand in Betracht zog. Zudem sind die den einzelnen 3, 4 oder 5 sogenannten »Schädelwirbeln« zugetheilten Kopfknochen sehr verschiedenen Ursprungs, und grossentheils dem Schädel ursprünglich fremde Gebilde.

Die Untersuchung der Primordialcranien niederer Wirbelthiere, besonders mit Bezugnahme auf die aus dem Cranium tretenden Nerven, lehrt, dass am Kopfskelete allerdings noch Spuren einer ursprünglichen Zusammensetzung aus den Wirbeln homodynamen Metameren erkennbar sind, aber eben dadurch wird dargethan, dass diese Metamerie des Craniums mit der am knöchernen Cranium theilweise angedeuteten Segmentirung nicht congruent ist.

Diese andere Auffassung gründet sich vorzüglich auf folgende Verhältnisse:

1) Es ist nachweisbar, dass die Bogen des Kiemenskelets dem Cranium angehörige untere Bogenbildungen vorstellen.

2) Zwischen den Kiemenbogen und den unteren Bogen der Wirbelsäule ist eine allgemeine Uebereinstimmung zu erkennen, folglich wird

3) das Cranium einem Abschnitte der Wirbelsäule vergleichbar sein, der mindestens ebenso viele wirbelartige Abschnitte begreift als Kiemenbogen an ihm vorkommen.

4) Am Cranium selbst besteht eine Reihe von wichtigen Uebereinstimmungen mit der Wirbelsäule.

a) Die der Wirbelsäule zu Grunde liegende Chorda dorsalis durchsetzt das Cranium in denselben Verhältnissen wie an der Wirbelsäule.

b) Sämmtliche an diesem Abschnitte austretende Nerven verhalten sich homodynam mit Rückenmarksnerven.

c) Die Verschiedenheiten des Cranium von der Wirbelsäule sind als Anpassungen an gewisse ausserhalb des Cranium entstandene Einrichtungen, somit als erworbene Zustände erklärbar. Sie lassen also einen Befund voraussetzen, in welchem das Cranium noch nicht jene Eigenthümlichkeiten besass, somit noch nicht von der Wirbelsäule bedeutend verschieden war.

5) Die Differenzirung des Craniums erscheint dadurch aus der Concrescenz einer Summe von Wirbeln entstanden, wie solche Concrescenzen auch an der Wirbelsäule vorkommen. Modificationen des so continuirlich gewordenen Abschnittes ergaben sich durch theils direct von aussen her, theils von innen her (durch die Entfaltung des Gehirnes) wirkende umgestaltende Einflüsse.

6) Da nur an dem von der Chorda durchsetzten Abschnitte des Craniums das Verhalten der Nerven mit Rückenmarksnerven übereinstimmend nachgewiesen werden kann, ist nur dieser Abschnitt von Wirbeln ableitbar, und diesem gehört zugleich das Kiemenskelet an. Dieser Theil des Craniums ist somit als vertebraler von dem vordern oder evertebralen zu sondern, der keine Beziehungen zu Wirbeln erkennen lässt, und wohl eine secundäre, aber vom vertebralen Abschnitte aus entstandene Bildung vorstellt.

Die Zahl der in das Cranium eingegangenen Wirbel ist bis jetzt in ihrem Minimum auf 9 bestimmbar. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass sie sogar noch viel beträchtlicher war. Mehrfache, auf eine stattgefundene Rückbildung von Visceralbogen verweisende Thatsachen im Gebiete der Verbreitung wie der Ursprungsverhältnisse der Nerven bei Selachiern verweisen auf jene Annahme. Nicht minder steht hiermit das Verhalten von Amphioxus im Einklang, wo noch eine beträchtliche Summe von Kiemenbogen fortbesteht. Der ganze längs des Kiemengerüstes sich erstreckende Abschnitt des primitiven Rückgrates (Chorda sammt perichordalem Gewebe) würde also dem bei den Cranioten ins Cranium übergegangenen Abschnitte des Axenskeletes homolog sein.

Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere. III. Das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere. Leipzig 1872.

Schädel.

§ 341.

Die Schädelbildungen der Cranioten sondern sich in zwei weit von einander stehende Abtheilungen. Bei der einen ist das oben erwähnte innere Kiemenskelet ausgebildet und zeigt seine vordersten Abschnitte zu Kiefertheilen gestaltet, die durch directe oder indirecte Verbindung mit dem Cranium dasselbe in seiner Gestaltung beeinflussen. Diese Einrichtungen bestehen bei den Gnathostomen. Die andere Form ist bei den Cyclostomen repräsentirt, bei denen zwar Spuren gleicher Einrichtungen des Kopfskelets wie bei den Gnathostomen sich erkennen lassen, allein die Veränderungen sind so bedeutend, dass sichere Vergleichungen nicht für alle Theile auszuführen sind.

Die Chorda setzt sich in die Basis einer das Gehirn umschliessenden, im Vergleiche zu den übrigen dem Schädel zuzurechnenden Skelettheilen beträchtlich kleinen Kapsel fort. Bei Petromyzon sind dieser Kapsel (Fig. 239 *d*) seitlich zwei das Gehörorgan aufnehmende Ausbuchtungen (Gehörkapseln) (*f*) angefügt, unter welchen zwei divergirende, dann bogenförmig nach vorne verlaufende Spangen entspringen. Diese verbinden sich vorne mit einem von der Hirnkapsel ausgehenden Fortsatze. Dem vorderen oberen Theile der letzteren sitzt eine unpaare, bei Myxi-

noïden und Petromyzonten sehr verschieden gestaltete Nasenkapsel (g) auf, und unter dieser entspringt eine breite Knorpelplatte, welche einen complicirten, die Mundöffnung von oben her umschliessenden Apparat (i. k. l. m) als festen Rahmen des Gaumen-Schlundgewölbes unter sich gelagert hat. Nach hinten setzt sich die Schädelkapsel in das Rückgrat fort.

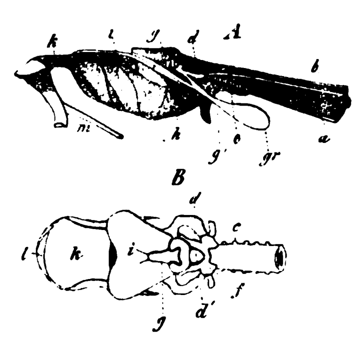


Fig. 239. Schädel und Anfang der Wirbelsäule von Petromyzon marinus. *A* Im Medianschnitt. *B* Ansicht von oben. *a* Chorda. *b* Rückgratcanal. *c* Rudimente von Wirbelbogen. *d* Knorpeliges Schädelgewölbe. *d'* Membranöser Theil des Schädelgewölbes. *e* Basis cranii. *f* Gehörkapsel. *g* Nasenkapsel. *g'* Nasengaumengang. *gr* Blindes Ende desselben. *h* Fortsatz des knöchernen Gaumens. *i* Hintere Deckplatte des Mundes. *k* Vordere Deckplatte. *l* Lippenring. *m* Anhang desselben. (Nach J. Müller.)

Die zweite Form des Schädels wird durch die Verbindung mit einem die Mundöffnung umschliessenden Apparate ausgezeichnet, der, aus einem Kiemenbogen hervorgegangen, sich in verschiedenem Masse mit dem Schädel verbindet. Ein Abschnitt davon bleibt als Unterkiefer in freier Beweglichkeit (Gnathostomen).

Dieser Bogen ist in zwei als Kiefer fungirende Stücke differenzirt, ein oberes, das Palato-Quadratum, und ein unteres, der knorpelige Unterkiefer. Das Palato-Quadratum articulirt mit der Schädelbasis, setzt sich aber bei horizontaler Ausdehnung nach hinten auch mit dem zweiten Bogen in Zusammenhang, dessen oberes Stück gleichfalls mit dem Schädel beweglich verbunden ist. Den unteren Abschnitt dieses zweiten Bogens bildet das Zungenbein. Indem jenes obere Stück des zweiten Bogens häufig bedeutender sich entwickelt, gewinnt es den Anschein eines Trageapparates der beiden aus dem ersten Bogen hervorgegangenen primitiven Kiefertheile, und wird zum Hyomandibulare. Vor dem Kieferbogen liegen die Rudimente anderer Bogen in Ober- und Unterlippe eingebettet, die Lippenknorpel.

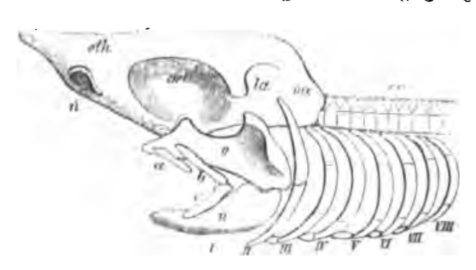


Fig. 240. Schädel und Visceralskelet eines Selachiers (Schema). *occ* Occipitalregion. *la* Labyrinthwand. *orb* Augenhöhle. *eth* Ethmoidalregion. *n* Nasengrube. *a* Erster, *b*, *c* zweiter Lippenknorpel. *o* Oberer, *u* unterer Abschnitt des Kieferbogens *I*. *II* Zungenbeinbogen. *III*–*VIII* (1—6) Kiemenbogen.

Die vom Kiemenskelete in engere Beziehung zum Schädel tretenden Theile sind also folgende:

1) Die beiden Labialknorpel (Fig. 240 *a* und *b*, *c*), der vordere aus einem, der hintere aus zwei Stücken bestehend.

2) Der Kieferbogen (*I*), aus einem oberen — Palato-Quadratum — (*o*) und einem unteren Stücke — Unterkiefer — (*u*) bestehend.

3) Der Zungenbeinbogen (*II*), von dem nur das obere Stück (Hyomandibulare) nähere Beziehungen zum Schädel eingeht.

An sämmtlichen Bogen (mit Ausnahme der Labialknorpel) finden sich einzelne nach hinten gerichtete Knorpelstäbchen angereiht, welche die Kiementaschen stützen, und als Kiemenstrahlen bezeichnet werden. Sie gehen vielfache Modificationen ein und treffen sich am Palato-Quadratum in beschränkter Zahl in der Wand des eine rudimentäre Kiementasche vorstellenden Spritzloches (Spritzlochknorpel).

Während wir diese Theile des Kiemenskelets mit dem Schädel betrachten, werden die übrigen Bogen (*III—VIII*) weiter unten (§ 353) vorgeführt.

Das geschilderte Verhalten des Kopfskelets treffen wir bei den Selachiern. Alle Theile bestehen aus Knorpel, der in der Regel eine dünne verkalkte Schichte als Ueberzug hat, aber niemals verknöchert. An der knorpeligen Schädelkapsel bildet den vordersten Abschnitt die Ethmoïdalregion. An ihrer Unterfläche lagert jederseits eine Nasengrube (*n*). Zwischen denselben sendet der Schädelknorpel häufig einen Fortsatz (Rostrum) nach vorne. Der darauf folgende Abschnitt bildet mit seinen Vertiefungen die Orbitae, von oben und von hinten her von einem Knorpeldache überragt. Der breiteste hierauf folgende Theil (*la*) umschliesst seitlich das Ohrlabyrinth und geht an der hinteren Fläche in die Hinterhauptregion (*occ*) über, welche bei manchen Haien (Notidani) continuirlich in die Wirbelsäule sich fortsetzt.

Sowohl an Palato-Quadratum als Unterkiefer sind im Schleimhautüberzuge Zähne entfaltet, welche die mächtige Ausbildung dieser Knorpelstücke erklären. Dem Palato-Quadratum ist hinten das Hyomandibulare angefügt, um entweder direct ins untere Stück des Zungenbeinbogens sich fortzusetzen (Notidani) oder gegen dasselbe eine freiere Beweglichkeit zu besitzen. Das Hyomandibulare gewinnt so unter den Haien eine grosse Ausbildung, und wird durch allmähliche Verbindungen mit dem Unterkiefer zu einer Art von Kieferstiel. Das Hyoïdstück erscheint dann nicht mehr als die Fortsetzung des Hyomandibulare, und verliert endlich bei den Rochen sogar die Verbindung mit demselben, welches dann ausschliesslich die Kiefer trägt.

Von diesem Verhalten weicht der Schädel der Chimären ab, indem eine continuirliche Verbindung der Palato-Quadratstücke mit dem Knorpelcranium besteht. Das mit einem Fortsatze des Craniums articulirende Unterkieferstück ist das einzig bewegliche. Auch der zum Theile ossificirte Schädel der Dipnoï bietet ähnliche Zustände.

§ 342.

Das Knorpelcranium persistirt bei den Stören am vollständigsten (Fig. 241), erhält sich auch zum Theile bei den übrigen Ganoïden und bei Teleostiern in verschiedenem Maasse, besonders bei Salmo und Esox. Am

meisten bleibt der ethmoïdale Abschnitt knorpelig. Von da an ist durch den gesammten Wirbelthierstamm in der ersten Anlage ein Knorpelcranium nachweisbar, das bei allen Modificationen von dem primitiven Zustande sich ableiten lässt, und daher als ein Rest jenes Zustandes gelten darf.

Die an diesem Primordialcranium auftretenden Rückbildungen sind zum grossen Theile durch Ossificationen bedingt, welche an ihm Platz greifen. Knöcherne Theile, welche die Function als Stütz- und Schutzorgane besser erfüllen als der Knorpel, treten an des letzteren Stelle, und die Ausbildung solcher mit dem Knorpelcranium in Verbindung tretenden Knochen erklärt zugleich die Rückbildung des Knorpelgewebes. Ein höherer, vollkommenerer Zustand hat den niederen verdrängt.

Wie mit dem Knorpelcranium, so treten auch mit den Knorpelstücken des Kiemenskeletes knöcherne Theile in Zusammenhang, so dass allmählich das gesammte Kopfskelet aus dem knorpeligen Zustande in den knöchernen übergeführt wird. Die sich hieran betheiligenden knöchernen Elemente sind fast alle von den Hautskeletbildungen ableitbar, die wir als

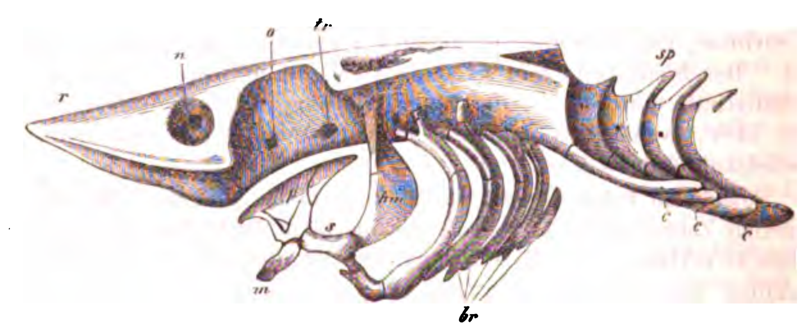


Fig. 241. Kopfskelet von Acipenser sturio nach Entfernung der Deckknochen. *r* Rostrum. *n* Nasenhöhle. *o* Opticusaustrittsstelle. *tr* Trigeminusaustrittsstelle. *sp* Dornfortsätze des vorderen mit dem Cranium verschmolzenen Abschnittes der Wirbelsäule. *p* Palato-Quadratstück. *m* Mandibel. *Hm* Hyomandibulare. *s* Symplecticum. *br* Kiemenbogen. *c* Rippen.

Hautzähnchen bei den Selachiern treffen. **Ein Theil dieser Knochen tritt an der Aussenfläche des Knorpelcraniums auf, bildet die Deckknochen des Schädels** (vergl. oben § 325). **Es sind das im Integumente gebildete, durch Vergrösserung von Placoïdschüppchen entstandene Platten, von denen eine Anzahl bereits bei den Stören die Lagebeziehungen einnimmt, die ihnen von da an in den höheren Abtheilungen bleibt.**

Ein anderer Theil entsteht in der Schleimhaut der Mundhöhle, auf den in die Begrenzung der letzteren eingehenden Stücken der Knorpelbogen des Kiefer- und Kiemenskeletes. **Die Genese dieser Knochen ist bei den Amphibien aus Concrescenz zahnartiger Bildungen nachgewiesen, die wieder mit den Hautzähnchen**

gleichartig sind, und gleichfalls bei den Selachiern in der Auskleidung der Mund- und Kiemenhöhle getroffen werden.

Durch Verschmelzung einzelner Zähnchen entstehen zahntragende Platten, welche an den gebotenen primordialen Skeletunterlagen Stützpunkte gewinnen, und allmählich mit jenen Verbindungen eingehen. Bei einem Theile dieser Platten erhalten sich die Zähnchen, bei einem anderen gehen sie verloren, oder kommen gar nicht mehr zur Entwickelung, so dass ihr Product, der Knochen, allein sich fortvererbt, und dann, den Knorpel bedeckend, oder auch umwachsend, als eine perichondrale Ossification sich darstellt. So vermag ein grosser Theil des knöchernen Kopfskelets in seiner Genese aus den Beziehungen erklärt zu werden, welche Ossificationen der äusseren Haut wie der Auskleidung der Mundhöhle zu ihm gewinnen. Für einen kleinen Theil der Kopfknochen dagegen ist die Phylogenie noch in Dunkel gehüllt.

Hertwig, O., Ueber das Zahnsystem der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. Supplement.

§ 343.

Bezüglich der einzelnen Knochenstücke zerlegen wir das Primordialcranium in die oben unterschiedenen Regionen. Die Occipitalregion wird aus vier Knochenstücken zusammengesetzt. In unmittelbarer Fortsetzung der Wirbelkörper findet sich das Occipitale basilare (Fig. 242. *Ob*). Es besitzt eine mit der Chorda gefüllte hintere Concavität, die der vorderen Concavität des ersten Wirbelkörpers entspricht. Seitlich schliessen sich die Occipitalia lateralia (*Ol*) an, welche immer den grössten Theil des Hinterhauptloches, zuweilen es auch völlig umgrenzen. Von oben her tritt das Occipitale superius (*Os*) ein, meist durch eine ansehnliche senkrecht stehende Leiste ausgezeichnet, die sich den Dornfortsätzen der Wirbelsäule anschliesst.

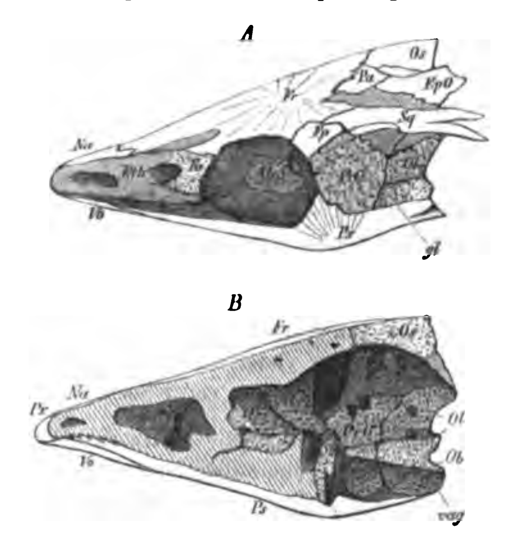
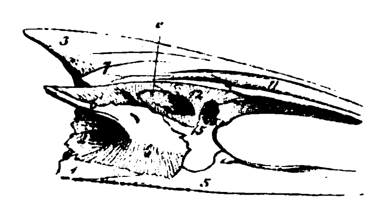


Fig. 242. Schädel von Salmo Salar. *A* Seitliche Ansicht. *B* Senkrechter Medianschnitt. Die knorpeligen Theile sind schraffirt, die aus dem Primordialcranium entstandenen Knochen punktirt dargestellt. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occ. laterale. *Os* Occ. superius. *Sq* Squamosum. *EpO* Occip. ext. *PrO* Petrosum. *Sb* Sphenoïdale basilare. *Als* Alisphenoïd. *OrS* Orbitosphenoïd. *Fa* Frontale anterius. *Fp* Frontale posterius. *Fr* Frontale. *Na* Nasale. *Ps* Parasphenoïd. *Vo* Vomer. *Px* Praemaxillare. *gl* Gelenkfläche für das Hyomandibulare. *Eth* Ethmoïdalknorpel. *vag* Austrittsöffnung des Nervus vagus.

Der folgende Abschnitt umschliesst wenigstens theilweise das Labyrinth, wonach die bezüglichen Kno-

chen auch bezeichnet worden waren. Das beständigste und damit wichtigste Petrosum (Prooticum) enthält die Durchtrittsstelle für den Nervus trigeminus, oder begrenzt sie doch von hinten her. Es reicht bis zu dem Basaltheile des Schädels und kann sich da auch mit dem anderseitigen innerhalb der Schädelhöhle verbinden. Ein zweites Stück bildet das Occipitale externum (Epioticum), welches oben an die Occipitalia lateralia angeschlossen, meist einen Schädelvorsprung vorstellt (Fig. 243). Ein drittes, Intercalare (Opisthoticum), liegt meist seitlich vor dem Occipitale laterale, und erscheint ausserordentlich variabel (Fig. 243. 6). Dieses Stück besitzt in den meisten Fällen keine Beziehungen zum Labyrinth, sowie letzteres auch sehr häufig noch andere Knochen für sich in Anspruch nimmt, z. B. die Occ. lat. Endlich gehört dieser Region noch ein äusseres Belegstück des Primordialcraniums an, welches allmählich mit dem letzteren sich inniger verbindet. Es ist an der Articulationsstelle des Hyomandibulare betheiligt, und bildet meist einen nach hinten und seitlich ausgezogenen Fortsatz. Es ist das Squamosum (Fig. 242. *A*. *Sq*, 243. 6).


Fig. 243. Hinterer Abschnitt eines Craniums von Gadus (seitliche Ansicht). 1 Occipitale basilare. 2 Occ. laterale. 3 Occ. superius. 5 Parasphenoïd. 6 Intercalare. 6' Squamosum. 7 Occip. ext. 15 Petrosum. 12 Postfrontale. 11 Frontale. *c* Einlenkestelle für das Hyomandibulare.

An dem folgenden Abschnitte sind in der Ausbildung der Knochen bedeutende Verschiedenheiten bemerkbar, in Zusammenhang mit dem Ausdehnungsgrad der Schädelhöhle. Erstreckt sich nämlich der Raum der Schädelhöhle weit nach vorne, so entspricht dem eine grössere Vollständigkeit der Wandungen des Primordialcraniums, während eine Reduction jenes Raumes eine Verkümmerung seiner Wandungen und eine theilweise Substitution derselben durch membranöse Gebilde hervorruft. So findet sich in vielen Fällen ein membranöses Septum interorbitale oder es bestehen Rudimente von Knochen, die bei Andern ausgebildet sind.

Als Ossificationen dieses Abschnittes erscheinen seitlich und hinten das Ali-Sphenoïd (Sphenoïdale laterale posterius), vorne das Orbito-Sphenoïd (Sphen. later. anter.). Bei Amia bestehen letztere von einander getrennt, auch bei manchen Teleostiern, während bei Anderen die beiderseitigen Stücke am Boden der Schädelhöhle zusammentreten, endlich sogar zu einem Stücke verschmelzen, oder rudimentär werden. An der Basis dieses Abschnittes liegt ein aus dem Knorpel des Primordialcraniums hervorgegangenes Basisphenoïd als ein meist unansehnlicher Knochen, der oben mit dem Alisphenoïd in Verbindung steht. Beim Bestehen eines die Schädelbasis von der Orbita her schräg nach hinten durchsetzenden Augenmuskelcanals bildet jener Knochen einen Pfeiler zwischen den beiderseitigen Canälen. Nicht selten scheint er ganz zu fehlen. An der Grundfläche

erstreckt sich längs des Primordialcraniums das mächtige Parasphenoïd (Fig. 242. *Ps*, 243. 5), welches bereits bei den Stören auftrat.

Am Dache erhält sich das Primordialcranium nur selten vollständig; in der Regel bietet es eine von Deckknochen überlagerte Lücke. Zunächst der Hinterhauptregion liegen zwei Parietalia (Fig. 244. 7), die zuweilen durch einen vorderen Fortsatz des Occip. superius (3) von einander getrennt sind. Vor ihnen trifft man die Frontalia, häufig durch ein Frontale principale (11) vertreten. Seitlich davon erstrecken sich die beiden Postfrontalia (12) bis zum Squamosum, und nehmen an der Gelenkverbindung für das Hyomandibulare theil.

In der Ethmoïdalregion besteht ein mittleres Stück: Ethmoïdale medium (16) und zwei ihm seitlich angeschlossene Ethmoïdalia lateralia (14) (Frontalia anteriora CUVIER). Letztere bilden die Unterlage der Nasenkapseln. Häufig erhält sich das Mittelstück der Ethmoïdalia knorpelig. Als Belegstück der Grundfläche der Ethmoïdalregion erscheint der Vomer, nach hinten mit dem Parasphenoïd in Verbindung, paarig bei Lepidosteus.



Fig. 244. Schädel eines Gadus von oben. 3 Occipitale superius. 4 Epioticum. 6 Squamosum. 7 Parietale. 11 Frontale medium. 12 Frontale posterius. 14 Ethmoïdale laterale. 16 Ethmoïdale medium.

§ 344.

Der Kieferapparat der Selachier erhält sich bei den Ganoïden und Teleostiern nur theilweise, indem an seine Stelle knöcherne Gebilde treten. Eine Complication entsteht durch die Verbindung des Hyomandibulare mit den aus dem Palato-Quadratknorpel hervorgegangenen Knochen. Dabei lassen sich die ursprünglichen Verhältnisse, wie sie in den embryonalen Zuständen bestehen, aus den Einrichtungen der Selachier ableiten. Während die vorderen Enden der Palato-Quadrata bei Selachiern und bei den Stören ligamentös verbunden waren, sind sie bei den übrigen Ganoïden und den Teleostiern der Seite des Primordialcraniums angelagert, und werden durch die Ethmoïdalregion von einander getrennt, welche mit ihrer Basalfläche in die Umgrenzung der Mundhöhle eintritt.

Das Hyomandibulare (Fig. 245. *Hm*) bildet fast stets einen ansehnlichen, mit Squamosum und Postfrontale articulirenden Knochen. Ein von ihm abgegliedertes, bei Selachiern durch einen Fortsatz dargestelltes, bei den Stören (Fig. 241. *s*) bereits selbständiges Stück bildet das Symplecticum, an dessen Verbindungsstelle mit dem vorigen sich der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens inserirt.

Aus dem Palatoquadratknorpel geht das Quadratum (*Q*) hervor, welches das Unterkiefergelenk trägt. An das Quadratum fügt sich nach vorne

das im Winkel gebogene Ektopterygoïd (*Ept*) und zwischen diesem und dem Hyomandibulare findet sich das platte, meist viereckige Metapterygoïd (*Mt*). Median von dem Ektopterygoïd trifft man das Entopterygoïd, und aus dem vordersten Ende des Palato-Quadratknorpels geht endlich das dem Schädel meist beweglich verbundene Palatinum hervor.

Vor dem Palatinum liegen noch zwei nicht durch Knorpel vertretene Knochen, von denen der hintere, meist dem Palatinum angefügte als Maxillare (Fig. 245. *Mx*), der vordere Praemaxillare (*Px*) benannt ist.

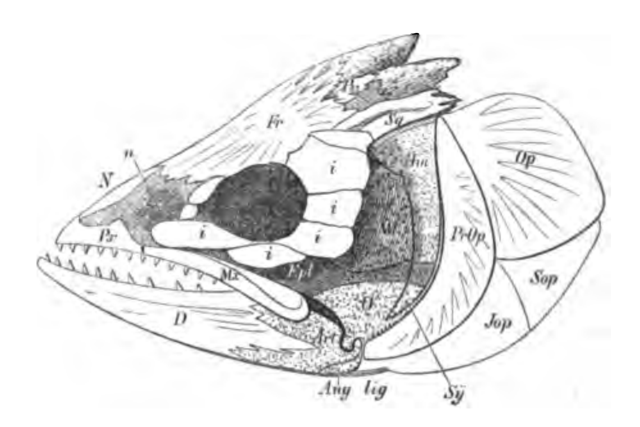


Fig. 245. Seitliche Ansicht des Kopfskelets von Salmo salar. (Vergl. Fig. 242. *A*.) *Fr* Frontale *N* Nasale. *n* Nasengrube. *Pa* Parietale. *Sq* Squamosum. *i i i i* Infraorbitalknochenring. *Hm* Hyomandibulare. *Sy* Symplecticum (als von aussen sichtbar dargestellt). *Mt* Metapterygoïd. *Ept* Ektopterygoïd. *Q* Quadratum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *Art* Articulare. *Ang* Angulare. *D* Dentale. *Op* Operculum. *PrOp* Praeoperculum. *Sop* Suboperculum. *Jop* Interoperculum. *lig* Band.

Sie erscheinen als neue Theile, die von nun an eine bedeutende Rolle spielen. Es wird aber in hohem Grade wahrscheinlich, dass die beiden oberen Lippenknorpel der Selachier die Grundlage für sie abgaben. Bald sind sie selbständig beweglich, sogar vorstreckbar, bald schmiegen sie sich fester dem Schädel an. Das letztere gilt besonders für das Praemaxillare, welches häufig dem vordersten Theile der Ethmoïdalregion fest verbunden ist. Beide begrenzen die Mundöffnung, doch kann bei längerer Gestaltung des Praemaxillare der Oberkieferknochen davon ausgeschlossen werden, sowie auch wieder die Verkümmerung des Praemaxillare dem Maxillare einen überwiegenden Antheil an jener Beziehung zur Mundöffnung verleiht.

Am Unterkiefer erhält sich die knorpelige Anlage als MECKEL'scher Knorpel am vollständigsten. An ihr entsteht das den Knorpel scheidenartig umfassende Dentale (*D*). Aus dem Gelenktheil des Knorpels bildet sich das Articulare (*Art*) und unter diesem findet sich das Angulare (*Ang*). An der Innenfläche des knöchernen Unterkiefers entsteht als Belegstück des Knorpels zuweilen noch ein besonderer Knochen, das Operculare.

§ 345.

Von den mit dem Kieferapparate verbundenen, jedoch ihm ursprünglich nicht zugehörigen Skelettheilen nimmt das Skelet des Kiemendeckels eine hervorragende Stelle ein. Bei den Selachiern finden sich an Stelle dieses knöchernen Skelets knorpelige, zuweilen verzweigte Stücke, beiden Theilen des Zungenbeinbogens als Kiemenstrahlen ansitzend. Wie diese Knorpel, so umschliesst auch den knöchernen Apparat eine gemeinsame Membran, dem letzteren angepasst, und ihn zu einer über die dahinter liegenden Kiemenspalten sich erstreckenden Schutzvorrichtung gestaltend.

Bei den Stören tritt zuerst der grösste dieser Knochen, das Operculum auf, dem sich bei den übrigen Ganoïden wie bei Teleostiern andere anfügen (Fig. 245). An dem Verbindungsknorpel zwischen Hyomandibulare und Symplecticum nimmt das Praeoperculum (*Pr Op*) seine Entstehung. Häufig verbindet es sich inniger mit den genannten Theilen des Kieferstiels (Welse). Nach hinten vom Praeoperculum folgt das Suboperculum (*Sop*), mit dem Operculum auch bei Ceratodus vorhanden, dann unten das Interoperculum (*Jop*), durch ein Band (*lig*) mit dem Unterkiefer in Zusammenhang.

Als accessorische Knochen treten noch andere aus Theilen des Hautskelets gebildete Stücke auf, von denen die Infraorbitalia die ansehnlichsten sind (vergl. Fig. 245.*iiii*). Sie bilden eine den unteren Orbitalrand bogenförmig umziehende Reihe, in der das hinterste Stück dem Postfrontale, das vorderste dem Ethmoïdale laterale sich anschliesst. Eine ansehnliche Grösse erreichen einige derselben bei den Cataphracten (Trigla).

Auch die als Nasalia geltenden Stücke gehören wegen ihrer Unbeständigkeit hierher, und ebenso noch manche andere, als Modificationen von Schuppen mit dem sogenannten Schleimcanalsysteme in Verbindung stehende Stücke.

Vrolik, A. J., Ueber die Verknöcherung u. die Knochen des Schädels der Teleostei. Niederländ. Archiv f. Zoologie. I. — Parker, W. K., Development of the Skull in the Salmon. Philos. Transact. 1878.

§ 346.

Im Schädel der Amphibien erhält sich das Primordialcranium zuweilen sehr ausgebildet. Doch verliert es sehr häufig seine Decke und auch noch den Boden, indem oben und unten Lücken im Knorpel entstehen.

Mit dem Primordialcranium in unmittelbarer Verbindung steht das Palato-Quadratum, welches sich hinten an die Ohrkapsel des Schädels anfügt, und nach vorne, die Orbiten im Bogen umziehend, entweder frei ausläuft (z. B. bei Urodelen), oder in der Ethmoïdalregion sich dem Cranium verbindet. Hinten und seitlich trägt es das Kiefergelenk. Damit sind

Verhältnisse ausgeprägt, die bei Chimären sich fanden, auch bei den Dipnoï, mit welch' letzteren auch manche Ossificationen des Craniums der Amphibien übereinkommen.

Aus dem Primordialcranium geht nur eine geringe Anzahl von Knochen hervor. In der Hinterhauptsregion bestehen nur Occipitalia lateralia (Fig. 246), deren jedes einen Condylus (*co*) bildet. Die folgende Region

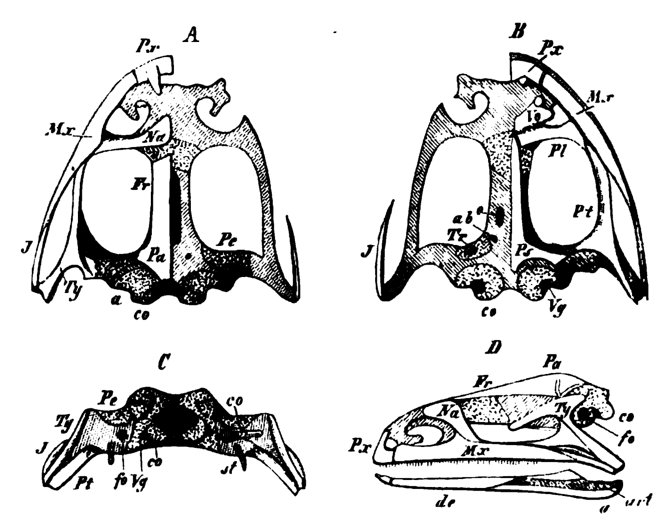


Fig. 246. Schädel des Frosches. *A* von oben, *B* von unten, *C* von hinten, *D* seitlich. In *A* und *B* sind von der rechten Hälfte des Craniums die Deckknochen entfernt, so dass das Primordialcranium mit seinen Ossificationen vollständig sichtbar wird, in *A* mit der Lücke am Dache der Schädelhöhle. *Pa, Fr* Parieto-Frontale. *Na* Nasale. *Ps* Parasphenoïd. *Ty* Tympanicum. *Pt* Pterygoïd. *Pl* Palatinum. *Vo* Vomer. *J* Jugale. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *o* Occipitale laterale. *Pe* Petrosum. *co* Condylus occipitalis. *Co* Columella. *fo* Fenestra ovalis. Austrittslöcher von Nerven: *O* Opticus. *Tr* Trigeminus. *Vg* Vagus. Am Unterkiefer: *da* Dentale. *a* Angulare. *Art* Articulare.

der Gehörkapsel bietet bedeutende seitliche Vorsprünge dar, welchen weiter nach aussen der hintere Abschnitt des Palato-Quadratum angefügt ist. Der vordere Theil dieses Abschnittes besitzt eine Ossification, das Petrosum. Es birgt nur den vorderen Theil des Labyrinthes, dessen hinterer Abschnitt vom Occipitale laterale umschlossen wird, und lässt den Trigeminus durchtreten. Zuweilen finden sich Spuren eines Occipitale externum. Eine Fenestra ovalis bildet an der Labyrinthregion eine Durchbrechung, welche von einem Knochenstückchen bedeckt wird.

Die Orbitalregion zeigt im vordern Abschnitte theilweise Ossificationen von verschiedener Ausdehnung. Sie ergreifen nur die Seitenwand des Craniums (Siredon), oder stellen ein ringförmiges Knochenstück her, welches Cuvier »Gürtelbein« genannt hat. Dieser Knochen kann in die Ethmoïdalregion übergreifen und bis zum Grunde der Nasenkapseln dringen.

Als Deckstücke finden sich paarige Scheitel- und Stirnbeine. Bei den Anuren verschmelzen diese jederseits zu einem Parieto-Frontale (*Pa Fr*).

Vor diesem, durch die Stirnbeine von einander geschieden, liegen die Nasalia (*Na*), die hier zum ersten Male als beständige Stücke vorkommen. An der Schädelbasis besteht noch das Parasphenoïd (*Ps*) in gleichem Verhalten wie bei den Fischen, und vor diesem in der Ethmoïdalregion ein paariger Knochen (*vo*), der als Vomer gedeutet wird.

Bezüglich des Palato-Quadratum treten einfachere Zustände als bei den Fischen auf. Der ganze Abschnitt erhält sich zuweilen grossentheils knorpelig. Eine Verknöcherung an der Gelenkstelle mit dem Unterkiefer entspricht dem Quadratum der Fische. Bei manchen ist das Palato-Quadratum in einen vorderen und hinteren Abschnitt geschieden (Triton). Die Verbindung mit dem Cranium ist keine vollständige, denn am unteren Theile findet sich zwischen ihm und der Schädelkapsel eine deutliche Articulationsfläche (Rana).

Am Palato-Quadratknorpel entstehen zwei Deckknochen; der obere (*Ty*), bei den Fröschen durch einen starken nach vorne gerichteten Fortsatz ausgezeichnet, entspricht vielleicht, jedoch nicht sicher, dem Squamosum der Fische. Da er das Tympanum tragen hilft, kann er als Tympanicum bezeichnet werden. Der untere Knochen erstreckt sich als Pterygoïd (*Pt*) längs des Knorpelbogens nach vorne. Sein vorderes Ende erreicht das quer hinter dem Vomer liegende Palatinum (*Pl*). Bei einem Theile der Amphibien geht vor dem Unterkiefergelenk noch ein Knochen nach vorne ab, das sogenannte Jugale (Quadratojugale).

Praemaxillaria (*Px*) und Maxillaria (*Mx*) erscheinen als Belegknochen des Primordialcraniums, für welches Verhältniss bei manchen Fischen vermittelnde Zustände sich vorfinden. Das Maxillare bietet verschiedene Grade seitlicher Ausdehnung, und erstreckt sich bei den Anuren in der Regel bis zum Jugale nach hinten. Die Verbindung des Praemaxillare mit dem Primordialcranium vermittelt ein zur medianen Nasengegend emporziehender Fortsatz.

Diese Kieferstücke bilden nicht die ursprüngliche Begrenzung der Mundöffnung, wie durch das Vorkommen besonderer, vor dem Primordialcranium liegender Knorpel (Rostrale und Adrostale) von Anuren-Larven erwiesen wird.

Im Unterkiefer besteht der primordiale Knorpel wie bei den Fischen, und ebenso bilden sich die knöchernen Theile im Wesentlichen jenen der Fische entsprechend aus.

Parker, W. K., Development of the Skull in the frog. Philos. Transact. 1871. — Wiedersheim, R., Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. III.

§ 347.

Die Schädel der Sauropsiden bieten eben so viel Gemeinsames als sie sich von der Schädelbildung der Amphibien wie von jener der Säugethiere entfernt zeigen.

Das an seinem Dache meist unvollständige Primordialcranium ossificirt viel vollständiger als bei den Amphibien und die bedeutende Entfal-

tung der an und aus dem Palato-Quadratknorpel entstehenden Knochen lässt nur einen kleinen Theil des eigentlichen Craniums zu Tage liegen Eine grössere Entfaltung der Schädelkapsel bei den Vögeln lässt die Theile derselben deutlicher wahrnehmen, als man sie bei den Reptilien antrifft.

In der Occipitalregion sind die vier schon den Fischen zukommenden Knochen unterscheidbar. Von diesen nimmt das Occipitale basilare mit den Occipitalia lateralia Theil an der Bildung eines einzigen Condylus. Die Beziehung der Knochen zum Foramen magnum ist eine wechselnde. Bei den Schildkröten läuft das Occipitale superius in eine ansehnliche Crista aus. An der knöchernen Ohrkapsel besteht, wie schon bei den Amphibien, eine Fenestra ovalis. Dazu kommt noch die membranös verschlossene Fenestra rotunda. Vor dem Occipitale laterale liegt bei allen Reptilien und Vögeln das Petrosum (Prooticum), dessen vorderer Rand durch die Austrittsstelle des dritten Trigeminus-Astes markirt ist. Ein anderer Knochen (Opisthoticum) begrenzt mit dem vorhergehenden den hinteren Theil der Fenestra ovalis, erhält sich aber nur bei den Schildkröten selbständig, indem er sonst mit dem Occipitale laterale verschmilzt. Dazu treten noch einzelne, bei Vögeln sogar mehrfache, kurze Zeit selbständige Ossificationen, die nicht bestimmt auf discrete Schädelknochen anderer Wirbelthiere beziehbar sind. Alle Theile der Ohrkapsel verschmelzen bei den Vögeln nicht nur unter sich, sondern auch mit den benachbarten Knochen.



Fig. 247. Schildkröten-Schädel von hinten. 1 Occipitale basilare. 2 Occip. laterale. 3 Occip. superius. 5 Basisphenoïd. 8 Squamosum. 15 Petrosum. 17 Quadratum.

Als Squamosum (*Sq*) erscheint bei den Schlangen (Fig. 249. *C*) ein vorragender Knochen, der das Quadratum trägt. Bei den übrigen Reptilien wie bei Vögeln besitzt es eine ähnliche Lage, ist aber mehr zwischen Ohrkapsel, Scheitelbein und Postfrontale, theilweise im Dache der Paukenhöhle, gebettet.

Der sphenoïdale Abschnitt bietet je nach der Ausdehnung der Schädelhöhle sehr ungleich entwickelte Zustände. Ein Basisphenoïd ist allgemein vorhanden, ebenso wie das meist unansehnliche Praesphenoïd, während das Parasphenoïd nicht mehr entwickelt scheint. Doch können zwei an der Basis der Schläfengegend bei Vögeln auftretende, mit einander verschmelzende Knochen (Basitemporalia), auf ein Parasphenoïd bezogen werden. Von den Theilen der seitlichen Schädelwand kommt den Vögeln sowohl ein Alisphenoïd, als auch ein Orbitosphenoïd zu, letzteres wenigstens beim Strausse. Auch die Crocodile sind mit einem Alisphenoïd versehen. Dagegen besteht bei den meisten Eidechsen ein membranöses Septum interorbitale, in welchem von jenem Knochen nur Andeutungen wahrnehmbar sind.

Ein bei Eidechsen (Lacerta, Varanus, Podinema) vom Scheitelbein bis zum Pterygoïd herabtretendes Knochenstück (Columella) (Fig. 248. *A. co*), wird bei den Schildkröten durch eine direct vom Parietale absteigende

breite Knochenplatte repräsentirt, die hier zur Begrenzung der Schädelhöhle mit beiträgt, und bei den Schlangen ist eine ähnliche, die Schädelhöhle umschliessende Fortsatzbildung noch auf das Frontale ausgedehnt.

Von Deckknochen bestehen Parietalia, bald paarig (Schildkröten und Vögel), bald unpaar (Schlangen, Eidechsen, Crocodile) (Fig. 248. *Pa*). Auch das Stirnbein ist bei den meisten Eidechsen und den Crocodilen unpaar (Fig. 248. *B. fr*). Paarig bei Lacerta, Monitor (*A. fr*), wie bei Schlangen, Schildkröten und Vögeln. Postfrontalia begrenzen bei Reptilien den hinteren Rand der Orbita (Fig. 248. *Pf*, 249. *B. C. Pf*).

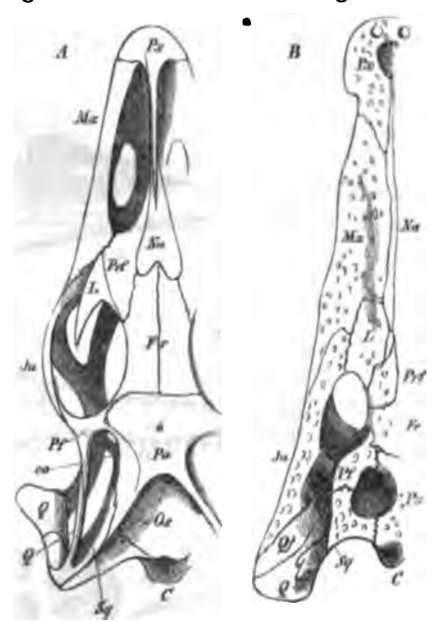


Fig. 248. Schädel von Reptilien von oben. *A* Monitor. *B* Crocodil. *Os* Occipitale superius. *C* Condylus occipitalis. *Pa* Parietale. *Pf* Postfrontale. *Fr* Frontale. *Prf* Praefrontale. *L* Lacrymale. *N* Nasale. *Sq* Squamosum. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Q* Quadratum. *Mx* Maxillare. *Pr* Praemaxillare. *co* Columella.

Die Ethmoïdalregion bietet median ansehnliche Reste des Primordialcraniums (Schildkröten). Ethmoïdalia lateralia (Praefrontalia) begrenzen bei den Reptilien den Vorderrand der Orbiten, und bei den Vögeln scheinen sie sich mit dem mittleren Theile des Ethmoïd zu verbinden. Der Vomer ist bei Schlangen und Eidechsen paarig (Fig. 250. *vo*). Auf der oberen Fläche treffen wir die bei den Schildkröten fast allgemein, und auch bei einigen Eidechsen fehlenden Nasalia. Ein neuer Deckknochen an der Aussenfläche der Ethmoïdalkapsel ist das Lacrymale der meisten Eidechsen, der Crocodile und Vögel (Figg. 248. 249. *L*).

§ 348.

Der primitive Palato-Quadratknorpel erleidet an seinem vorderen Abschnitte frühzeitige Rückbildung, so dass die ihm angehörigen Knochenstücke sich zum Theil direct am Schädel entwickeln. Der hintere Abschnitt des Palato-Quadratum besteht als Quadratum (Fig. 249 *Q*) fort. Bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln ist das Quadratum beweglich, während es bei Crocodilen und Schildkröten mit dem Schädel in feste Verbindung trat. Der ganze am Palato-Quadratknorpel differenzirte Knochencomplex ist innig und unbeweglich mit dem Cranium vereinigt, während bei beweglichem Quadratbein mindestens ein Theil jener Knochen sich gleichfalls beweglich erhält.

Ein anderes Verhältniss steht in Zusammenhang mit der Entwickelung der Nasenhöhle. (Siehe auch Mundhöhle.) Die bei Fischen zur Seite der Schädelbasis aufgetretenen Knochen gelangen gegen die Medianlinie,

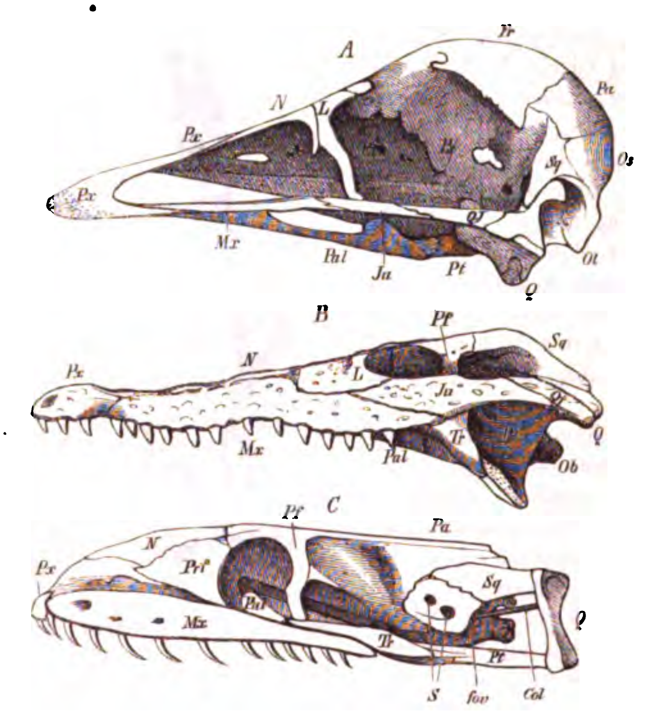


Fig. 249. Seitenansichten von Schädeln. *A* Struthio. *B* Crocodilus. *C* Python. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Pt* Pterygoïd. *Pal* Palatinum. *Tr* Transversum. *Col* Columella. *fov* Fenestra ovalis. *S* Durchtrittsöffnung des N. trigeminus. Die übrige Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.

sodass die Schädelbasis von der Begrenzung der Mundhöhle mehr oder minder ausgeschlossen wird. Die bei den Amphibien dicht am Vorderrande des Schädels in die Mundhöhle führenden Nasenhöhlen zeigen ihre innere Oeffnung bei den Reptilien immer weiter nach hinten gelagert, indem horizontale Fortsätze von Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein allmählich vor ihnen in mediane Verbindung gelangen. Damit scheidet sich die Nasenhöhle vollständiger von der Mundhöhle ab, und bildet eine über dieser liegende Räumlichkeit, deren Boden als Dach der Mundhöhle den »harten Gaumen« vorstellt. Diese Veränderungen sind am wenigsten bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln entwickelt, mehr bei Schildkröten und am vollkommensten bei Crocodilen.

Die bei Fischen den Kieferstiel bildenden Stücke (Hyomandibulare mit Symplecticum) haben ein ähnliches Schicksal wie bei den Amphibien erlitten, indem sie die Beziehung zum Kopfskelet aufgegeben haben. Aus

ihrer Anlage scheint die Columella mit Adnexis gebildet: ein theils knöchernes, theils knorpeliges Skeletstück, welches in die Dienste des Hörapparates getreten ist.

Bei beweglicher Verbindung des Quadratum mit dem Schädel (Ophidier, Saurier und Vögel) bestehen auch an den angeschlossenen Theilen des Oberkiefergaumenapparates verschiedengradig entwickelte Gelenke. Diese fehlen bei Crocodilen und Schildkröten, deren Quadratum zwischen Squamosum und den Knochen der Ohrkapsel sich eingefügt hat. Eine Uebergangsform zu diesem Zustande bildet Sphenodon, dessen Schädel zwar den Typus der Eidechsen zeigt, allein das Quadratum mit Pterygoïd und Squamosum in einer festen Verbindung besitzt.

§ 349.

An das Quadratum schliessen sich, ähnlich wie bei den Amphibien, zwei nach vorne ziehende Knochenreihen. Medial findet sich das Pterygoïd (Fig. 250. *Pt*), bei Vögeln, Schlangen und Eidechsen an der Schädelbasis articulirend. Beide sind median durch eine Naht verbunden und zugleich der Schädelbasis fest angefügt bei Schildkröten und Crocodilen (Fig. 251. *Pt*), bei letzteren umschliessen sie die Choanen. Schlangen, Saurier und Crocodile besitzen ein das Pterygoïd mit dem Maxillare verbindendes äusseres Flügelbein (Os transversum) Figg. 250. *A. Tr*, 251. *B. Tr*). Ob es dem Ektopterygoïd der Fische entspricht, ist unsicher.

Vor dem Pterygoïd liegen die Palatina (*Pal*), bei Schildkröten und Crocodilen in medianer Nahtverbindung, bei Schlangen, Eidechsen und Vögeln von einander getrennt und medial die Choanen begrenzend (Fig. 250. *Pal*). Am Schildkrötenschädel tritt der Vomer (Fig. 251. *A. Vo*) zwischen den beiden Palatina zum Dache der Mundhöhle herab, während über der Nasenhöhle beide

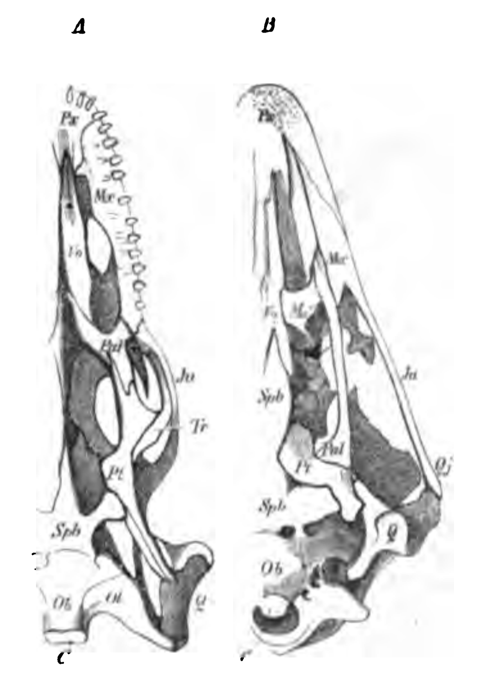


Fig. 250. Ansicht der Schädelbasis. *A* von Monitor, *B* von Struthio. *Ob* Occipitale basilare. *C* Condylus occipitalis. *Ol* Occipitale laterale. *Spb* Sphenoïdale basilare. *Q* Quadratum. *Pt* Pterygoïd. *Tr* Transversum. *Pal* Palatinum. *V* Vomer. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare. *Mx'* Medialer Fortsatz desselben. *Px* Praemaxillare.

Gaumenbeine an der Basis cranii sich vereinigen. Meist als lange und platte Knochen erscheinen die Gaumenbeine der Vögel (Fig. 250. *B. Pal*), mit ihrem vorderen Ende legen sie sich einem Fortsatz des Oberkieferknochens (*Mx'*) an oder treten auch mit einem Fortsatz des Praemaxillare zusammen.

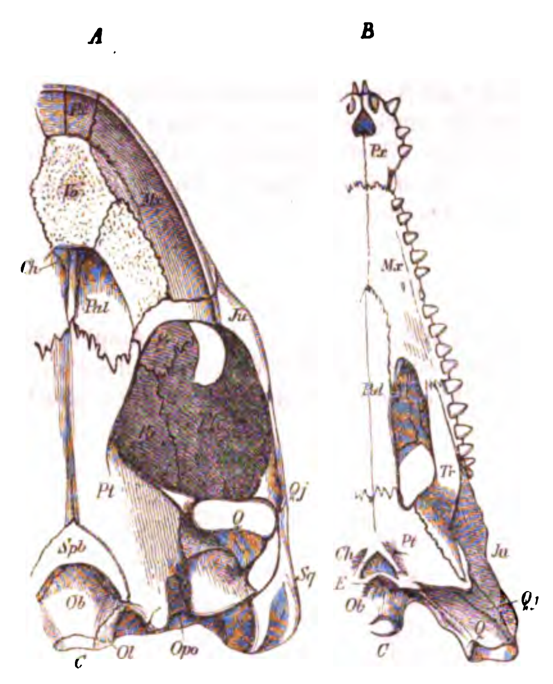


Fig. 251. Ansicht der Schädelbasis *A* von Chelonia, *B* von Crocodilus. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occipitale laterale. *C* Condylus occipitalis. *Spb* Sphenoidale basilare. *Opo* Opisthoticum. *Pt* Pterygoid. *Pal* Palatinum. *Vo* Vomer. *Q* Quadratum. *Qj* Quadrato-Jugale. *Tr* Transversum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *Pa* Parietale. *Pfr* Postfrontale. *Fr* Frontale. *Ch* Choanae. *E* Tuba Eustachii.

Die Praemaxillaria (*Px*) sind bei den meisten Sauriern (unter den Schildkröten bei Chelys) wie bei den Vögeln verschmolzen, und bei letztern durch lange Frontalfortsätze ausgezeichnet. Ihre Ausdehnung steht hier im Verhältniss zur Länge des Schnabels, an dessen Gestaltung sie bedeutenden Antheil nehmen. Rudimentär erscheinen sie bei den Schlangen (Fig. 249. *C. Px*), und bei den Schildkröten sind sie unansehnlich. Der Hauptantheil an der Begrenzung des Oberkieferrandes kommt somit dem Maxillare (*Mx*) zu, welches bei Crocodilen und Eidechsen, am meisten aber bei Schlangen eine beträchtliche Ausdehnung, und bei den letzteren zugleich eine grosse Beweglichkeit besitzt.

Eine laterale Reihe von Knochen beginnt am Quadratum mit dem Quadrat-Jochbein, welches den Schlangen abgeht. Bei den Sauriern entspringt es vom Quadratum an dessen Verbindungsstelle mit dem Schädel. Es setzt sich vorne in ein zweites Stück fort, welches theils mit dem Postfrontale, theils mit einem den unteren Orbitalrand umziehenden Jugale sich verbindet. Bei den Vögeln ist das Quadrato-Jugale (Fig. 250 *B. Qj*) ein dünnes Knochenstück, lateral vom Mandibulargelenk des Quadratum entspringend. Schildkröten und Crocodile besitzen es mit einer grösseren Strecke des Quadratum verbunden und das Jugale stützend, welches die Orbita begrenzen hilft.

Der Unterkiefer articulirt in allen Fällen mit dem Quadratbein, und

besteht noch aus denselben Theilen wie bei Fischen. Ein Supraangulare und Complementare tritt hinzu.

Bei Schildkröten und Vögeln verschmelzen beide Dentalia sehr frühzeitig, und bei den Vögeln erhalten sich für die andern Knochen meist nur Spuren der ursprünglichen Trennung. Beide Hälften sind bei den weitmäuligen Schlangen gegeneinander beweglich verbunden.

PARKER, W. K., Structure and development of the skull in the ostrich tribe. Philos. Transact. 1866. — Derselbe, On the structure and develop. of the skull of the common Fowl. Phil. Transact. 1869.

§ 350.

Am Säugethierschädel erscheint das knorpelige Primordialcranium meist nur an seinen basalen Theilen ausgebildet, und auf frühe Entwickelungszustände beschränkt. Der aus dem Knorpelcranium entstehende Theil des Schädels ist auch hier von den aus anderen Elementen hervorgegangenen Abschnitten unterschieden, geht aber mit diesen innige Verbindungen ein. Als Gehirnkapsel weist er mit einer grösseren Ausdehnung auch eine grössere Anzahl zur Umschliessung beitragender Knochen auf. Seine Scheidung in einzelne Segmente tritt deutlicher als in den niederen Abtheilungen hervor, muss aber als eine secundäre Anpassung beurtheilt werden (§ 340).

Am Occipitalsegment bilden die seitlichen Stücke (Fig. 252 *Ol*) mit je einem Theile des Occipitale basilare (Fig. 253 *Ob*) die Gelenkköpfe des Hinterhauptes und begrenzen mit jenem das Foramen magnum indem sie oben das Occipitale superius (*Os*) zwischen sich fassen. Letzteres kann auch von dem Rande des Foramen magnum ausgeschlossen sein. Eine Verwachsung der vier Stücke zu Einem ist eine fast regelmässige Erscheinung, doch können sie auch lange getrennt bleiben (Beutelthiere).



Fig. 252. Seitliche Ansicht des Hirntheils eines Ziegenschädels. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Jp* Interparietale. *Pa* Parietale. *Pe* Petrosum. *Sq* Squamosum. *Ty* Tympanicum. *Sph* Basisphenoid. *As* Alisphenoid. *Ors* Orbitosphenoid. *Fr* Frontale. *Na* Nasale. *L* Lacrymale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare superius. *Pal* Palatinum. *Pt* Pterygoid. *pm* Processus paramastoideus. *sl* Processus styloides.

Bei vielen Säugethieren (manchen Beutelthieren, Ungulaten etc.) steigen von den Occipitalia lateralia lange Fortsätze (*pm*) herab (Processus paramastoidei).

In der Region der Gehörkapsel finden sich nur im frühesten Zustande discrete Ossificationen von Knorpelpartien. Sie bilden Knochenkerne,

welche theilweise den bei Fischen und Reptilien bestehenden Knochen entsprechen und verschmelzen bald zu einem einzigen Stücke, dem Petrosum (*Pe*), dessen grösserer Abschnitt mit der lateralen Ausdehnung der Schädelhöhle an die Basis cranii rückt. Der laterale Theil des Petrosum erhält Anlagerungen von anderen, aus dem umgebildeten Kiemenskelete stammenden Knochen und wird zur medialen Wand der Paukenhöhle, an welcher sich ausser einer Fenestra ovalis noch eine Fenestra rotunda vorfindet. Der hintere, gleichfalls mit einem selbständigen Knochenkerne ossificirende Abschnitt des Petrosum ist in seitlichem Anschluss an die Occipitalia lateralia und wird als Pars mastoidea unterschieden, da er beim Menschen den Process. mastoïdes trägt. Oben fügt sich an das Petrosum das Squamosum (*Sq*), welches zuweilen mit dem Petrosum zum Schläfenbein (Temporale) verschmilzt, dessen »Schuppe« es bildet. Bei Einigen ist es ganz von der Schädelhöhle ausgeschlossen, bei Anderen tritt nur ein kleiner Theil zur Innenfläche des Schädels (Cetaceen, Wiederkäuer). Erst bei den Primaten ist dieser Theil beträchtlicher und führt zu dem für den Menschen bekannten Verhalten. Ein nach vorne gerichteter Fortsatz (Processus zygomaticus) des Squamosum trägt zur Bildung des Jochbogens bei.

Die vor der Schläfenbeinregion befindliche Sphenoïdalregion wird aus zwei vollkommen entwickelten Segmenten zusammengesetzt. Das Basalstück des hinteren Segments (Sphenoïdale basilare, Basisphenoïd) (Fig. 253. *Spb*) stösst unmittelbar an das Occipitale basilare, und trägt seitlich die Alae temporales (Alisphenoïd). Vor dem Basisphenoïd liegt das Praesphenoïd (*Ps*) mit den Alae orbitales (Orbitosphenoïd). Die beiden medianen Stücke bleiben bei den Säugethieren stets oder doch sehr lange getrennt. Beim Menschen verschmelzen sie frühzeitig zum sogenannten Körper des Keilbeines.

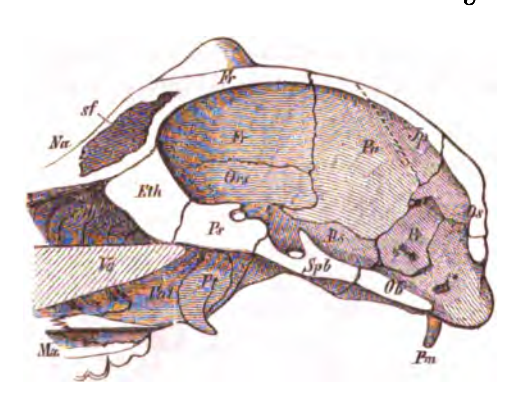


Fig. 253. Senkrechter Medianschnitt durch denselben Schädel. *Ob* Occipitale basilare. *Ps* Praesphenoïd. *Eth* Ethmoïd (senkrechte Platte des Siebbeins, deren vorderer Rand in die hier entfernte knorpelige Nasenscheidewand sich fortsetzt). *Eth'* Muscheln des Ethmoïd. *Vo* Vomer. *s* Sinus frontalis. Die übrige Bezeichnung wie in der vorhergehenden Figur.

Am Schädeldache treffen sich wieder die bekannten Deckstücke, die bei bedeutender Ausdehnung der Schädelhöhle an Umfang gewinnen. Die Parietalia (Figg. 252, 253 *Pa*) sind häufig (bei Monotremen, manchen Beutelthieren, den Wiederkäuern und Einhufern) unter einander verwachsen. Zwischen sie fügt sich von hinten her ein an das Occipitale superius grenzendes Knochenstück, das Interparietale, welches meist wie bei den

Primaten mit dem Occipitale superius (Figg. 252, 253 *Jp*), aber auch mit den Parietalien (bei Nagern und Wiederkäuern) verschmilzt.

Die Frontalia (*Fr*) im Anschlusse an die Alae orbitales sind immer paarig, bei einzelnen verwachsen sie, z. B. bei Elephas, Rhinoceros, auch bei den Prosimiae, Insectivoren und Chiroptern und den Primaten.

Der vorderste Abschnitt des Primordialcraniums bietet die bedeutendsten Modificationen. Er entfaltet sich zur Wandung der Nasenhöhle, unter Bildung mannichfacher lateral einragender Vorsprünge. Von unten her lagern sich an ihn Skelettheile des Kiefergaumenapparates, gegen welche eine mediane Knorpellamelle, als Scheidewand der Nasenhöhle, herabsteigt. An dieser entsteht als Belegknochen der Vomer (Fig. 253 *Vo*). Durch Verknöcherung beider Seitenhälften des Ethmoïdknorpels und der davon ausgehenden lamellösen Fortsätze (Muscheln) entstehen zwei Ethmoïdstücke. Sie begrenzen einen Theil der Schädelhöhle vor dem Praesphenoïd, und sind zum Durchlass des Olfactorius durchbrochen. Bei Ornithorhynchus sind hier nur zwei Oeffnungen, dagegen finden sich zahlreichere bei den Uebrigen, jenen Abschnitt zur Siebplatte gestaltend. Durch Verschmelzung beider seitlichen Hälften mit dem medianen Stücke (Fig. 253 *Eth*) [Lamina perpendicularis] geht ein unpaarer Knochen hervor.

Die Muscheln bieten ausserordentliche Verschiedenheiten und tragen durch reichverzweigte Lamellenbildung zur Oberflächenvergrösserung der Nasenräume bei. In der Regel wird der Ethmoïdalabschnitt von anderen Knochen, vorzüglich jenen des Kiefer-Gaumenapparates, so überlagert, dass kein Theil seiner Oberfläche zu Tage tritt. Ausser bei einigen Edentaten, gelangt nur bei den Primaten ein Theil der seitlichen Fläche in die mediale Begrenzung der Orbita als »Lamina papyracea«.

An der Aussenfläche der Ethmoïdalregion finden sich als Belegknochen die Lacrymalia und Nasalia. Erstere (*L*) sind minder beständig und scheinen mit benachbarten Knochen zu verschmelzen, so dass sie als discrete Theile vermisst werden (Pinnipedier). Auch den Delphinen fehlen sie. Wie bei den Reptilien und Vögeln bilden sie einen Theil der vorderen Begrenzung der Orbita, und treten gleichfalls auf der Antlitzfläche des Schädels vor, von der sie sich bei Primaten an die mediale Orbitalwand zurückgezogen haben.

Bezüglich der Nasalia (*Na*) bestehen nur untergeordnete, theils durch eine Rückbildung (Cetaceen), theils durch beträchtliche Volumsentfaltung ausgedrückte Verschiedenheiten. Ihre Ausdehnung entspricht der Nasenhöhle, und steht mit einer Verlängerung des Gesichtstheiles des Schädels in Zusammenhang. Klein sind sie bei den Primaten.

§ 351.

Die bedeutendsten Eigenthümlichkeiten des Säugethierschädels erweisen sich an dem vom primitiven Kieferskelete gebildeten Abschnitte.

Ein dem Quadratum entsprechender Knochen lagert an der Aussenfläche der Ohrkapsel. Er bildet ein Gehörknöchelchen, den Ambos.

Die vor dem Quadratum längs der Schädelbasis entwickelten Skelettheile sind innig mit dem Cranium verbunden.

Die Pterygoïdea (Fig. 253 *Pt*) sind meist platte Knochenstücke, welche der Innenfläche besonderer vom Basisphenoïd entwickelter Fortsätze sich anlagern. Sie umschliessen seitlich die Choanen und können sogar, im Gaumengewölbe sich vereinigend, die Choanenöffnung auch unten begrenzen (bei Echidna, Dasypus, auch bei einigen Cetaceen). Bei den meisten Säugethieren erhalten sie sich getrennt, und auch bei den Primaten bleiben sie es längere Zeit, bevor sie mit den genannten Fortsätzen des Keilbeines sich vereinigen, um die medialen Lamellen der absteigenden Keilbeinfortsätze (Processus pterygoïdei) vorzustellen. — Die Palatina bilden am häufigsten die untere Choanenumschliessung und den hintersten Abschnitt des harten Gaumens. Die Maxillaria erscheinen nach Maassgabe der Länge der Antlitzregion ausgedehnt, sind immer die ansehnlichsten Kieferstücke. Bedeutendere Verschiedenheiten bieten die Praemaxillaria, welche in der Regel gleichfalls zur seitlichen Begrenzung der Nasenhöhle beitragen. Rudimentär, oder im Verhältniss zum Maxillare schwach entwickelt sind sie z. B. bei manchen Chiroptern und Edentaten. Sie begrenzen das Foramen incisivum. Bei den Affen verwachsen sie mit den Maxillaria, und gehen diese Verbindung beim Menschen sogar so frühzeitig ein, dass man lange Zeit an ihrer Existenz zweifeln konnte.

Die bei Sauropsiden vorhandene, äussere, vom Quadratum zum Maxillare ziehende Reihe ist bei den Säugethieren auf das Jugale reducirt, welches den Jochfortsatz des Squamosum mit dem Maxillare zum Jochbogen verbindet. Wenigen fehlt das Jugale (Sorex), oder es erreicht, vom Oberkiefer ausgehend, keinen Anschluss am Jochfortsatz (Myrmecophaga, Bradypus). Indem es sich mit einem Fortsatze des Stirnbeins verbindet, stellt es eine hintere Orbitalumgrenzung her, und trennt damit die Orbita von der Schläfengrube, wofür viele Stadien unterscheidbar sind. Am vollständigsten ist dieser Vorgang bei den Primaten vollzogen, deren untere Orbitalfissur den Rest der bei den anderen Säugethieren weiten Communication zwischen Orbita und Schläfengrube vorstellt.

An der Aussenfläche des Petrosum entsteht bei den Säugethieren als Rahmen für das Trommelfell das Tympanicum. Ob es mit dem bei Amphibien ebenso genannten Knochen homolog ist, ist ungewiss. Immer erscheint es zuerst als ein knöcherner, nicht vollständig geschlossener Ring (Annulus tympanicus) (Fig. 254 *at*), der in mannichfaltige Formen auswächst. Als einfacher Annulus bleibt es bei Monotremen und Beutelthieren, auch manchen Insectivoren u. a. Häufig erhält es sich vom Petrosum getrennt, am losesten bei den Walfischen mit ihm verbunden. Es bildet bei vielen eine knöcherne, in den äusseren Gehörgang fortgesetzte Kapsel. Eine solche Bulla ossea findet sich besonders bei Beutelthieren, Nagern, Ferae, auch bei den Artiodactylen, vor. Bei manchen Beutel-

thieren, deren Tympanicum nicht über das ringförmige Stadium hinaus gelangt, findet sich eine anscheinend gleiche Bulla, die aber hier von einer Ausdehnung der Basis der Alae temporales gebildet wird (Dasyurus, Petaurista, Perameles). Indem das Tympanicum mit dem Petrosum und Squamosum verschmilzt, hilft es das Schläfenbein zusammensetzen (Primaten).

§ 352.

Der primitive Unterkieferknorpel ändert bei den Säugethieren schon frühzeitig die Richtung der bei den übrigen Wirbelthieren eingeschlagenen Differenzirung. Der sonst das Articulare bildende Theil wird zu einem Gehörknöchelchen, dem Hammer (Fig. 254 *m*), von dem der nicht weiter sich entfaltende Meckel'sche Knorpel (*p*) ausgeht.

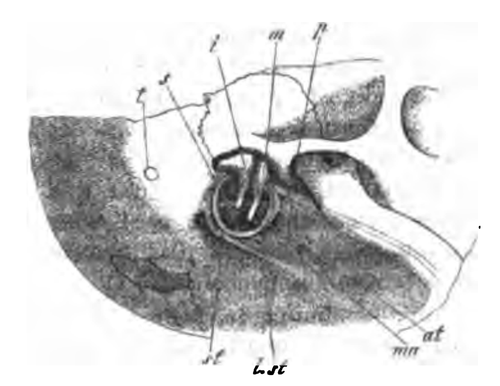


Fig. 254. Seitliche Ansicht des Schädels eines menschlichen Fötus mit den Gehörknöchelchen. Ein Theil der oberen Begrenzung der Paukenhöhle sowie das Trommelfell ist weggenommen. *at* Annulus tympanicus, von welchem ein oberer Theil entfernt ist. *m* Hammer, *ma* Manubrium des Hammers. *p* Processus Meckelii, an der Innenseite des Unterkiefers sich hinziehend. *i* Ambos. *s* Steigbügel. *st* Processus styloïdes. *lst* Ligamentum stylohyoïdeum zum vorderen Horn des Zungenbeins ziehend. *t* Foramen mastoïdeum.

An der Aussenfläche des Meckel'schen Knorpels entsteht als Belegknochen das Dentale. Es bildet mit dem anderseitigen median zusammenstossend den gesammten, an der unteren Fläche des Jochfortsatzes des Squamosum seine Articulationsstelle mit dem Schädel findenden Unterkiefer. Somit liegt hier eine neue Bildung vor, während die ursprüngliche keineswegs verschwunden ist, sondern in anderen functionellen Beziehungen fortbesteht. Der Meckel'sche Knorpel (*p*) erhält sich noch einige Zeit an der Innenfläche des knöchernen Unterkiefers, schwindet aber dann, und nur die innerhalb der Paukenhöhle bis zur Glaser'schen Spalte gelangende Strecke bleibt durch Verknöcherung als Processus folianus des Hammers fortbestehen. Die frühzeitige Differenzirung, sowie die relativ bedeutende Grösse der genannten Gehörknöchelchen bestätigen, dass in ihnen auf niederen Zuständen voluminöser entfaltete Skelettheile zu erkennen sind.

Beide Hälften des Unterkiefers bleiben bei einer grossen Anzahl von Säugethieren getrennt, bei anderen verschmelzen sie bald (Perissodactyle, Chiropteren, Primaten). Niedere Formzustände sprechen sich im geraden Verlauf des Unterkiefers der Monotremen aus, denen ein deutlicher Processus coronoïdes fehlt, der auch bei Anderen nur angedeutet ist (Cetaceen).

Das aus dem oberen Abschnitte des primitiven Zungenbeinbogens hervorgehende Stück (Hyomandibulare der Fische) scheint die Anlage für ein drittes Gehörknöchelchen, den Stapes, abzugeben.

Kiemenskelet.

§ 353.

Mit dem vordersten Theile des Axenskeletes steht ein ventrales Bogensystem in Verbindung, welches für den als Athemhöhle fungirenden Abschnitt des Nahrungscanals die Stützorgane bildet. Die Zahl der Bogen und damit die Ausdehnung des Apparates nach hinten hängt von der Ausdehnung jenes respiratorischen Raumes ab. Diese Gebilde treten in zwei sehr verschiedenen Typen auf.

Der erste Typus besteht bei den Acrania (Amphioxus). Hier besitzt jenes Gerüste an seinem vordersten Theile einen die Mundöffnung umziehenden Knorpelbogen, der mit nach vorne gerichteten Knorpelstäbchen besetzt ist. Der übrige Apparat ist aus einer homogenen Substanz gebildet, welche ähnlich wie bei Balanoglossus (vergl. § 112) ein complicirtes Gitterwerk vorstellt. Das Kiemengitter jeder Seite besteht für sich, ohne ventralen Zusammenhang.

Auf diese Einrichtung kann der bei den Cranioten bestehende zweite Typus nicht unmittelbar bezogen werden. Er wird in seinem ersten Zustande nur durch knorpelige Theile dargestellt, die eine geringere Zahl von Bogen bilden, und bei streng symmetrischer Vertheilung einen ventralen Abschluss mittels einer Copula besitzen.

Bei den Cyclostomen besteht das Kiemenskelet aus complicirteren, jederseits sowohl oben zur Seite des Rückgrates, als unten unter sich in Zusammenhang stehenden Knorpelleisten, deren oberflächliche Lagerung sie als äusseres Kiemengerüste bezeichnen lässt. Von diesem sind auch noch bei Selachiern zuweilen sehr deutliche Spuren vorhanden, obgleich bereits ein anderer, innerer Stützapparat besteht, welcher von da an durch die ganze Reihe der Wirbelthiere sich fortsetzt.

Die einzelnen Bogen besitzen deutliche Spuren ursprünglicher Gleichartigkeit, die durch allmähliche Aenderung der functionellen Beziehungen in Folge einer Arbeitstheilung einer Mannichfaltigkeit wich. Von diesen Bogen mussten einige bereits beim Cranium besprochen werden, deren hier nur in Kürze gedacht werden soll.

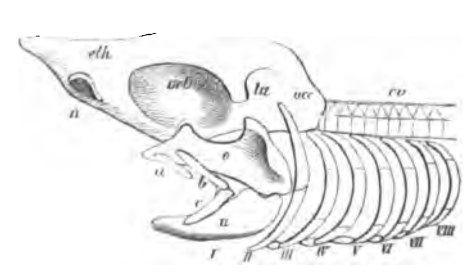


Fig. 255. Schädel- und Kiemenskelet eines Selachiers (Schema). *a b c* Lippenknorpel. *I* Kieferbogen. *o* Oberer, *u* unterer Abschnitt. *II* Zungenbeinbogen. *III—VIII* Kiemenbogen.

Der erste umzieht den Eingang in den Nahrungscanal und ist in zwei Stücke gegliedert, ein oberes, das Palato-Quadratum (Fig. 255. *o*), ein unteres Stück, der primitive Unterkiefer (*u*). Die folgenden Bogenpaare erhalten sich entweder in ihrer urprünglichen Function als Stützen der Kiemenbogen oder sie gehen eine Reihe anderer Modificationen ein.

Diese sämmtlichen Bogen lassen sich als ursprünglich gleichartig fungirende nachweisen. Die Beziehung zum Athemapparat scheint nicht blos an den vorderen Bogen durch deren Umwandlung zu Kiefern verloren gegangen, sondern auch von den hinteren Bogen her fanden allmählich functionelle und auch anatomische Rückbildungen statt, so dass die Wahrscheinlichkeit besteht, dass in diesen Befunden nur die Enderscheinung eines Reductionsprocesses vorliegt, der an einer viel beträchtlicheren Bogenzahl begann. Das Kiemenskelet der Cranioten wäre demnach der Ueberrest eines an Bogen ursprünglich viel reicheren Apparates. Diese Auffassung wird unterstützt durch die Vergleichung mit Amphioxus, sowie durch Erwägungen, deren bei dem Kiemenapparate und beim peripherischen Nervensystem gedacht wird.

Von den Fischen bis zu den Amphibien ist an diesem Apparat eine allmähliche Entfremdung seiner ursprünglichen Beziehungen bemerkbar, und von den Reptilien an geht die Verbindung mit den Athmungsorganen gänzlich verloren.

§ 354.

Sämmtliche Kiemenbogen stehen in ventraler Verbindung durch unpaare Stücke, die Copulae. Die einzelnen Bogen bieten stets eine Gliederung in mehrfache, meist beweglich unter einander verbundene Abschnitte. Sowohl der Kieferbogen als der obere Theil des Zungenbeinbogens gewinnen, wie oben dargelegt, Beziehungen zum Cranium, und lösen sich damit aus dem Verbande mit den übrigen Bogen, denen nur der untere, oder Hyoïdabschnitt des zweiten oder Zungenbeinbogens sich anschliesst.

Die folgenden Bogen haben die Verbindung mit dem Cranium grösstentheils aufgegeben, oder stehen mit ihm nur in unmittelbarem Zusammenhange, entweder der Schädelbasis, oder bei grösserer Ausdehnung sogar dem Anfangstheile der Wirbelsäule angeheftet. Bei manchen Selachiern ist der Zungenbeinbogen mit den Kiemenbogen noch gleichartig gestaltet (Fig. 255 *II*). In der Regel zeigt er eine Vergrösserung seiner Copula, die eine Stütze der Zunge abgibt. Bei den Selachiern und Chimären besitzt dieser Bogen noch seine ursprüngliche Bestimmung als kiementragender Skelettheil. Diese Beziehung ist sowohl bei den Ganoïden als Teleostiern zurückgetreten, da jene Kieme rudimentär ward und die Radien des in Hyomandibulare und Symplecticum umgewandelten oberen Stückes durch den Opercularapparat vorgestellt werden (S. 479).

Der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens oder das Hyoïdstück trägt dann an der Stelle der Knorpelradien knöcherne Strahlen (Fig. 256 *I*, *r*) (Radii branchiostegi), zwischen denen eine den gesammten Kiemen-

apparat deckende Membran sich ausspannt. Aus dem Zungenbeinbogen geht somit ein Schutzorgan des Athmungsapparates hervor.

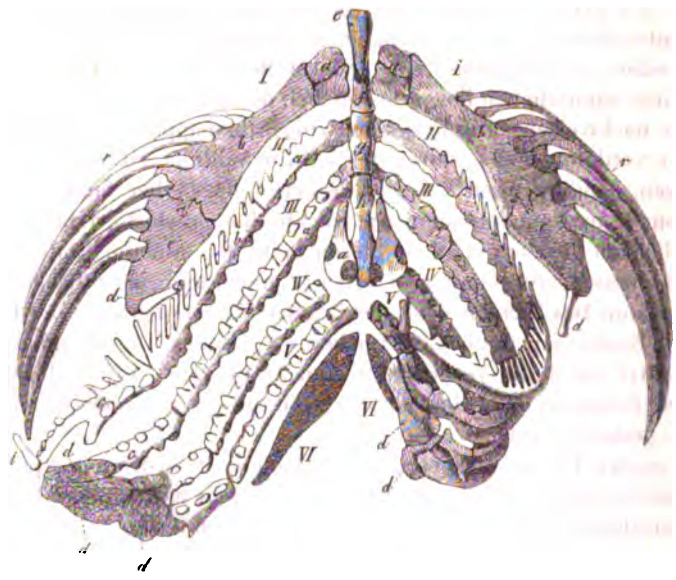


Fig. 256. *Zungenbein und Kiemenbogen von* Perca fluviatilis. *I—VI* Bogenreihen; der erste Bogen (*I*) zum Tragapparat des Zungenbeins umgewandelt, die vier nächsten (*II—V*) als Kiemenbogen und der letzte (*VI*) die unteren Schlundknochen vorstellend. *a, b, c, d* Glieder der Bogen. Das oberste Stück (*d*) der Kiemenbogen stellt die Ossa pharyngea superiora dar. *r* Radii branchiostegi. *f g h* Copulae. (Nach CUVIER.)

Die in respiratorischen Beziehungen stehenden Bogenpaare finden sich zu fünf, selten sechs oder sieben (Notidani). Erstere Zahl ist die ausschliessliche bei Knochenfischen. Während die ersten Bogen (*I. II. III*) sich noch regelmässig an Copulae (*f. g*) ansetzen, sind die letzten meist zu mehreren Paaren (*IV. V*) mit einem Stücke (*a*) vereinigt und bieten immer, sowohl in Zahl wie an Volum, Rückbildungen dar. Das letzte, nur aus einem einzigen Stücke jederseits bestehende Paar (*VI*), trägt gar keine Kieme mehr, auch am vorletzten kommt häufig nur ein einseitiger Besatz mit Kiemenblättchen vor; dagegen gewinnen am letzten Zahnbildungen eine bedeutendere Entfaltung, welche diesen Theil nicht selten als Kauapparat fungiren lassen. Eine Verschmelzung der beiderseitigen letzten Bogenrudimente zu einem Stücke besteht bei den Pharyngognathen.

Andere Modificationen der hinteren Kiemenbogen werden bei den Labyrinthobranchiern sowie bei manchen Clupeïden getroffen, und beruhen auf der Umbildung einzelner Bogenglieder zur Umschliessung von Wasser aufnehmenden Räumen.

Aehnlich wie der Zungenbeinbogen der Selachier mit Knorpelanhängen ausgestattet war, bieten auch die folgenden Bogen einen Besatz knorpeliger, die Wandung der Kiementasche stützender Strahlen. Auch diese

Gebilde sind bei den Ganoïden und Teleostiern rudimentär geworden, und erscheinen als feine Knorpellamellen zwischen den Reihen der Kiemenblättchen.

§ 355.

Eine bedeutende Reduction betrifft das Kiemenskelet der Amphibien, von denen die einer Metamorphose unterworfenen mit einer Rückbildung der Kiemen die allmähliche Umwandlung auch dieses Apparates wahrnehmen lassen. Bei den Perennibranchiaten erhält sich derselbe, und auch bei den Derotremen erleidet er nur geringe Veränderungen. Er wird aus vier oder fünf Bogenpaaren gebildet, von denen das erste, wie bei den Fischen, einen Zungenbeinbogen (Fig. 257 *b*) vorstellt. Die folgenden Bogen vereinigen sich in eine gemeinsame Copula. Die letzten erreichen selbst diese nicht selbständig, sondern sind jederseits unter sich verbunden. Zu der Reduction der Bogen tritt somit eine noch bedeutendere der Copulae. Von dieser Einrichtung bleibt nach der Metamorphose nur das Hyoïdstück (Fig. 258 *b*) vollständig. Es verbindet sich mit der meist ansehnlichen Copula (*a*), welche zum Körper des Zungenbeins wird. Vom zweiten Bogen erhält sich bei den Salamandrinen ein grösseres Stück, und vom dritten ein kleines, indess bei den Anuren eine jederseits die sämmtlichen Kiemenbogen aufnehmende Knorpelplatte mit der Copula zu Einem Stücke zusammentritt. Diesem sind dann aus den Enden der ursprünglich paarigen Platte entstehende stabförmige Stücke (Columellae) angefügt (Fig. 258 *c*).

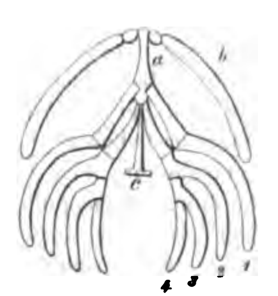


Fig. 257. Zungenbein und Kiemenbogen einer Larve von Salamandra maculosa. *b* Zungenbeinbogen. *c c'* Kiemenbogenträger. *d* Anhang der Copula.

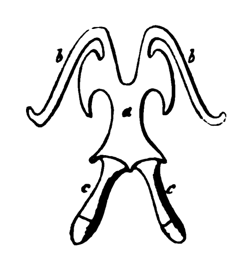


Fig. 258. Zungenbein von Bufo cinereus. *a* Zungenbeinkörper (Copula). *b* Hörner des Zungenbeins. *c* Reste der Kiemenbogen. (Nach Dugès.)

Die mit der Aenderung seiner Verrichtung wahrnehmbaren Umwandlungen des Kiemenskelets geben ein sprechendes Beispiel ab für den mächtigen Einfluss der Anpassung an äussere Lebensbedingungen auf die innere Organisation.

§ 356.

Die bei einem Theile der Amphibien im Individuum auftretende Rückbildung erscheint in den höheren Classen als ein vererbter Zustand. Ausser den zum Gehörorgan getretenen Theilen wird Alles, was vom reichen Kiemenskelet der Fische sich sonst noch entwickelt, zu dem als Zungenbein bezeichneten Stützorgane der Zunge. Die Copula bildet

dessen »Körper«, an dem die Bogenreste als »Hörner« befestigt sind. Meist sind die Reste von zwei Bogen in Verwendung, nämlich das Hyoïdstück des primitiven Zungenbeinbogens und Theile des ersten Kiemenbogens.

Der einfache, selten aus mehreren Stücken bestehende Körper ist bei den Reptilien mit zwei bis drei, oft sehr rudimentären Bogenstücken besetzt. Sie sind entweder einfach oder in zwei Stücke getheilt. Am reichsten sind die Bogen bei den Schildkröten, wo deren bis drei vorkommen, dann bei den Eidechsen; bei den Crocodilen besitzt der breite gewölbte Zungenbeinkörper nur ein einziges Bogenpaar. Nur auf einen knorpeligen Bogenrest reducirt, erscheint der Apparat bei den Ophidiern, von denen manche sogar auch diese Spuren verloren haben (Tortrix, Typhlops etc.) Zwei Bogenpaare sind bei den Vögeln nachweisbar. Der rudimentäre erste Bogen verschmilzt zu dem sogenannten Os entoglossum (Fig. 259. 2), hinter dem die eigentliche Zungenbeincopula liegt. Der zweite Bogen dagegen erfährt eine bedeutende Ausbildung und stellt die aus zwei ansehnlichen Gliedern gebildeten Hörner (4—5) vor, die meist hinten um den Schädel, aber ohne directe Verbindung mit demselben, herumziehen. Hinter der Copula tritt noch der Rest einer zweiten als Kielstück (3) auf.

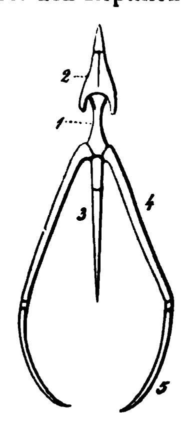


Fig. 259. Zungenbeinapparat des Haushuhnes. 1 Zungenbeinkörper (Copula). 2 Os entoglossum. 3 Kiel. 4 Vorderes 5 Hinteres Glied des Zungenbeinhornes.

Bei den Säugethieren bleiben zwei Bogen mit dem einfachen Zungenbeinkörper verbunden. Die vorderen Hörner sind die ansehnlichsten und treten, aus mehreren (3) Gliedern zusammengesetzt, mit dem Petrosum in Zusammenhang. Indem das mittlere Glied nur durch ein Ligament vertreten wird, kommt eine Trennung dieses Theiles zu Stande, so dass dann das oberste Stück, wenn es, wie beim Orang und beim Menschen, mit dem Petrosum verschmilzt, als Griffelfortsatz des letzteren sich darstellt. In diesem Falle wird der übrige Theil durch das Ligamentum stylohyoideum gebildet, und am Zungenbeinkörper bleibt der Rest des Bogens als ein unansehnliches, häufig nicht einmal verknöcherndes Stück befestigt. Die hinteren Hörner sind, immer nur durch ein einziges Glied gebildet, bei den meisten Säugethieren die kleineren, selten fehlen sie ganz, wie bei manchen Nagern und Edentaten. Bei den Primaten übertreffen sie die vorderen Bogenreste an Grösse. Sie besitzen Verbindungen mit dem Kehlkopf, dessen Schildknorpel ihnen durch Bänder angefügt ist.

Skelet der Gliedmassen.

§ 357.

Die zwei Gliedmassenpaare der Wirbelthiere bieten in dem Verhalten ihres Skeletes, bei aller Verschiedenheit der Ausbildung in den einzelnen

Fällen, gemeinsame Einrichtungen, die uns in ihnen homodyname Gebilde erkennen lassen. Wir unterscheiden einen im Rumpfe liegenden bogenförmigen Abschnitt, der auf der niedersten Stufe eine Knorpelspange vorstellt, und nach seiner Lagerung als **Brust-** (oder Schulter-) und **Beckengürtel** unterschieden wird.

An dem Extremitätengürtel ist das Skelet der freien Gliedmasse befestigt. Dieses erscheint in seinen einfachsten Befunden durch Knorpelstäbe (Radien) dargestellt, in verschiedener Ausdehnung, Gliederung und Beziehung zu einander. Einer dieser Radien ist mächtiger als die anderen, und trägt von diesen noch eine Anzahl seitlich angereiht. Ich bezeichne die Grundform des vom Extremitätengürtel in die freie Gliedmasse tretenden Skeletes als **Archipterygium**. Der Hauptstrahl ist der Stamm dieses Urflossenskelets, dessen Verhalten uns zugleich den Weg für die Ableitung des Gliedmassenskeletes zu zeigen vermag. Mit Radien besetzte Knorpelbogen bilden das Kiemenskelet. Darauf lassen sich die Skeletformen der Gliedmassen beziehen, und es eröffnet sich die Möglichkeit, sie sich von solchen aus entstanden zu denken. Am Kiemenskelet der Selachier sind die Knorpelspangen mit einfachen Radien besetzt (Fig. 260 *a b*). Bei manchen ist ein mittlerer mächtiger entfaltet. Indem die be-

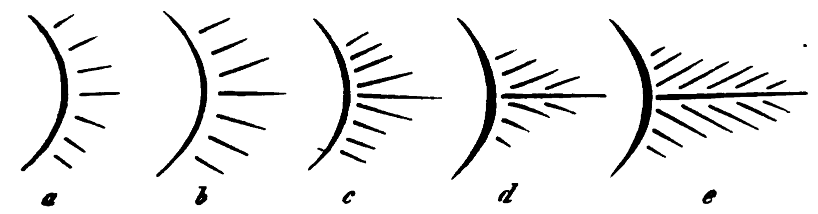


Fig. 260. Schemata zur Erläuterung der Homodynamie des Extremitäten-Skeletes mit jenen der Kiemen *a, b, c, d.* Kiemenbogen von Selachiern. *e* Archipterygiumform.

nachbarten schwächeren dem stärkeren näher rücken (*c*) wird ein Uebergang zu dem gleichfalls realisirten Befunde geboten, in welchem der stärkere Mittelstrahl einige schwächere Radien trägt (*d*). Diese Differenzirung Eines Radius, der damit auf eine höhere Stufe tritt, ist mit der primitiven Form des Gliedmassenskelets verknüpfbar, und wie wir den Gliedmassengürtel mit einem Kiemenbogen vergleichen, so ist der Mittelstrahl mit seinem secundären Radienbesatze dem Skelete der freien Gliedmasse vergleichbar.

Grössere Schwierigkeiten erheben sich bei der Prüfung der Lageverhältnisse der Gliedmassen. Wenn aus der Vergleichung des Skeletes eine Uebereinstimmung mit dem Kiemenskelete hervorgeht, und darauf eine Ableitung von Kiemenbogen möglich wird, so kann das nur unter der Voraussetzung geschehen, dass beide Gliedmassen ursprünglich radientragende Kiemenbogen waren, die eine von den übrigen Kiemenbogen verschiedene Differenzirungsrichtung einschlugen, und vom Kiemenapparate sich lösten. Die hintere entfernte sich mehr, die vordere weniger

von der ursprünglichen Stätte, unter Veränderungen, die selbstverständlich auch den übrigen Organismus betrafen. Die vordere Gliedmasse zeigt noch Beziehungen zum Kopfe durch Muskeln, die von Cerebralnerven versorgt werden, und liegt bei den Fischen mit ihrem Bogen sogar dicht hinter den Kiemenbogen. Vollkommen selbständig erscheint in dieser Hinsicht die hintere Gliedmasse. Für sie muss eine weite Wanderung vorausgesetzt werden, wenn die aus der Vergleichung des Skeletes gefolgerte Homodynamie richtig ist. Bedeutende Lageveränderungen sind jedoch auch für die vordere Gliedmasse ins Auge fallend, wenn man beachtet, wie sie von den Fischen an bis zu den Vögeln immer weiter nach hinten tritt, indem die Zahl der Halswirbel immer mehr anwächst. Da aber eine Neubildung von Wirbeln, die nur durch Einschiebung neuer Metameren des Körpers auftreten könnte, keine Thatsache für sich sprechen hat, muss jene offenliegende Lageverschiedenheit aus einem successiven Hinterrücken der Gliedmasse erklärt werden, und daraus ergibt sich zugleich derselbe Prozess, den wir für die Hintergliedmassen postuliren. So sehen wir also hier vorerst nur die Möglichkeit einer Ableitung der Gliedmassen, und stehen dabei vor vielen Fragen, für welche erst nach vergleichender Prüfung der den Gliedmassen zugehörigen Muskeln und Nerven eine sichere Beantwortung zu erwarten ist.

GEGENBAUR, C., Zur Morphol. der Gliedmassen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. II.

Vordere Gliedmassen.

Brustgürtel.

§ 358.

Der Brustgürtel tritt in der einfachsten Gestalt als ein Knorpelstück auf, welches bei Selachiern einen ventral geschlossenen, dicht hinter dem Kiemenapparate gelagerten Bogen bildet. Durch Beziehungen zu Muskeln der Gliedmassen erhält der Bogen eine bestimmte, am meisten bei den Rochen ausgeprägte Sculptur.

Die Trennung des Knorpelbogens in zwei Hälften vollzieht sich bei den Ganoïden, und mit dem durch den Knorpel vorgestellten primären Schultergürtel verbindet sich aus ursprünglich dem Integumente angehörigen Knochenstücken ein neuer Apparat, der im Verlaufe seiner fernern Differenzirung bis zu den Säugethieren eine wichtige Rolle spielt.

Wir haben also ausser dem primären auch einen secundären Schultergürtel zu unterscheiden. Ersterer bleibt bei den Stören knorpelig; auf ihm entwickeln sich einige Knochenplatten des Integumentes, von welchen ich die beiden unteren als Clavicula und Infraclaviculare, die beiden oberen als Supraclavicularia gedeutet habe. Am primären Schulterknorpel sind aus den bei den Selachiern vorkommenden Canälen weitere Räume geworden. Bei den übrigen Ganoïden und Teleostiern bleibt meist nur ein Theil noch knorpelig, ein anderer ossificirt,

doch erscheint das gesammte Stück dem Volumen nach in Rückbildung. In der Regel gehen aus ihm bei Teleostiern zwei Knochen (*f e*) hervor, mit denen sogar Theile des Flossenskelets sich inniger verbinden können. Dagegen hat die bei den Stören noch unansehnliche Clavicula an Ausdehnung zugenommen (Fig. 264 *c*). Sie verbindet sich in der ventralen Medianlinie mit jener der anderen Seite, sowie durch Supraclavicularia (*a b*) mit dem Schädel. Bei der eingetretenen Rückbildung des primären Schultergürtels, der ihr wie ein blosser Anhang angefügt ist, bildet die Clavicula die Hauptstütze der vorderen Extremität.



Fig. 261. Rechte Brustgürtelhälfte und Brustflosse von Gadus. *c* Clavicula. *a b* Supraclavicularia. *d* Accessorisches Stück. *e* Coracoid. *f* Scapula. *g* Basalia der Flosse. *h* Strahlen des secundären Flossenskelets.

§ 359.

Die bei den Fischen am knorpeligen Schultergürtel entwickelte Clavicula erleidet bei den höheren Wirbelthieren eine Reduction. Dagegen empfängt der primäre Apparat einen höheren Werth durch seine Verbindung mit dem Brustbein wie durch grössere Beweglichkeit seines obersten (dorsalen) Abschnittes, der nicht mehr mit dem Axenskelete sich fest verbindet. Die Verbindungsstelle mit dem Skelete der freien Gliedmasse bezeichnet eine den Gelenkkopf des Humerus aufnehmende Pfanne, von der aus der primäre Schultergürtel sich in zwei Abschnitte theilt.

Der dorsale Abschnitt stellt die Scapula vor, der ventrale sondert sich in ein hinteres Stück, das Coracoïd, und ein vorderes, welches bei auftretender Verknöcherung von der Scapula aus ossificirt, das Procoracoïd.

Unter den Amphibien erscheint der Schultergürtel bei den Urodelen jederseits als ein grösstentheils knorpeliger, nur in der Nähe der Gelenkpfanne ossificirender Skelettheil. Das verbreiterte Dorsalende der Scapula, Suprascapulare, bleibt meist knorpelig oder zeigt eine selbständige periostale Ossification. Von der knöchernen Scapula erstreckt sich die Ossification zuweilen auf das Proco-

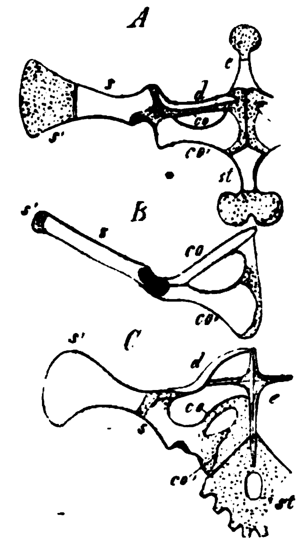


Fig. 262. Schultergürtel: *A* vom Frosch, *B* von einer Schildkröte, C von einer Eidechse. *s* Scapula. *s'* Suprascapulare. *co* Procoracoïd. *co'* Coracoïd. *cl* Clavicula. *e* Episternum. *st* Sternum. Die knorpeligen Theile sind durch Punktirung unterschieden.

racoïd. Bei den Anuren sind die beiden ventralen Fortsätze (Fig. 262. *A co, co'*) des Schultergürtels jederseits mit ihren Knorpelenden in Verbindung, welche auch in eine mediane Vereinigung eingehen kann (Rana). Der ventrale Abschnitt des Schultergürtels umschliesst somit jederseits eine Oeffnung. Selbständig verknöchert das Coracoïd (*co'*), während das Procoracoïd in nähere Beziehungen zu der Clavicula (*d*) tritt.

Jede Hälfte des Schultergürtels der Reptilien bietet gleichfalls ein einziges Stück dar, in seiner Form dem der Amphibien enge angeschlossen. Das meist breite Coracoïd ist nicht selten von fensterförmigen Oeffnungen durchbrochen (Eidechsen). Ein bei den Amphibien nur angedeuteter Fortsatz der Scapula wird als Verbindungsstelle mit der Clavicula (Fig. 262. *C. d*) zum Acromion. Bei den Schildkröten erscheint die Scapula als ein meist cylindrisches Knochenstück (*B. s*), welches am Schultergelenke in einem Winkel unmittelbar in das Procoracoïd (*B. co*) sich fortsetzt. Das Ende des letzteren steht mit dem knorpeligen Ende des Coracoïd durch ein Ligament in Verbindung.

Gänzlich ist das Procoracoïd bei den Crocodilen verschwunden, so dass nur Scapula und Coracoïd den Schultergürtel zusammensetzen. Daran reihen sich die Vögel, deren schmale, leicht gekrümmte Scapula an der Gelenkpfanne mit dem starken Coracoïd verbunden ist, welches, wie bei den Reptilien, der Sternalplatte sich einfügt. Durch das Vorhandensein der Andeutung eines Procoracoïd bieten die Ratiten eine nähere Verwandtschaft mit Sauriern dar.

Von den Säugethieren besitzen nur die Monotremen ein vollständiges Coracoïd. Bei den übrigen schwindet es bis auf einen von der Gelenkpfanne entspringenden Fortsatz der Scapula (Processus coracoïdes), und nur in seltenen Fällen persistirt auch das Sternalende des Coracoïd, wie ich es als ein dem Manubrium sterni jederseits ansitzendes Knorpelstück bei Sorex und Mus auffand. Der scapulare Coracoïdrest betheiligt sich zwar gleichfalls noch an der Bildung der Gelenkpfanne, allein auch diese Beziehung tritt zu Gunsten der Scapula zurück, die so zum ausschliesslichen Träger der vorderen Extremität sich ausbildet und derselben damit eine grössere Freiheit der Bewegungen sichert. An dem Reste des Coracoïd äussert sich die ursprüngliche Selbständigkeit durch den Besitz eines besonderen Knochenkernes, bis die vollständige Verschmelzung mit der Scapula eintritt.

Die Form der Säugethierscapula nähert sich jener der Reptilien, ist aber durch das Auftreten neuer Theile nicht unwesentlich davon verschieden. Bei den Monotremen besteht die Andeutung einer Spina scapulae, die mit einem Acromion ausläuft. Bei den übrigen Säugethieren ist der laterale Rand jener breiten Kante in eine bedeutendere Leiste entwickelt, welche nunmehr durch die Ausbildung auch des medialen Randes in eine vorspringende Knochenplatte als Spina scapulae eine Ober- und Untergrätengrube unterscheiden lässt. Immer entwickelt sich das Vorderende der Spina zu einem Acromialfortsatz. Unter den übrigen Verschieden-

heiten ist die bei Chiropteren und Primaten auftretende Verbreiterung der Basis scapulae hervorzuheben.

§ 360.

Durch die Entfaltung des primären Schultergürtels tritt der secundäre, die Clavicula vorstellende Apparat (§ 358) entweder gänzlich in den Hintergrund oder er wird zu Leistungen verwendet, welche seinen bei den Fischen bestehenden Verhältnissen fremd sind. Unter den Amphibien besitzen nur die Anuren eine Clavicula (Fig. 262 *A d*), als Deckknochen des Procoracoïd. Selten löst sie sich vom Brustgürtel, wie dies vollständiger erst bei den Reptilien eintritt (*B d*). Sie bildet dann einen den Acromialfortsatz der Scapula mit dem Episternum (*B c*) in Verbindung setzenden Knochen. Bei den Vögeln erscheint die Clavicula in ähnlicher Weise, ist bei Dromaeus unansehnlich, und fehlt den übrigen Ratiten, indess beide Claviculae bei den Carinaten frühzeitig zu einem unpaaren Knochen, der Furcula, verwachsen, und mit der Crista sterni ligamentös verbunden sind (Fig. 234 *f*).

Das selbständige Auftreten dieses ursprünglich als Belegknochen eines Knorpelstückes entstehenden Skelettheiles führt bei den Säugethieren zu einer histiologischen Aenderung, indem die Clavicula sich hier grossentheils aus einer knorpeligen Anlage bildet, in vielen Punkten ähnlich wie jeder andere knorpelig vorgebildete Knochen. Dieser Knochen erhält sich jedoch nur bei einem Theile der Säugethiere, jenen, deren Vordergliedmasse eine freiere Verwendung empfängt. Er ist spurlos bei den Ungulaten verschwunden und erscheint bei Anderen in Rudimenten, die zuweilen nur durch Bandmassen vorgestellt sind (Carnivoren).

Vordere Extremität.

§ 361.

Die höchst mannichfaltigen Skeletformen der freien Gliedmassen leiteten sich von einer nur in vereinzelten Fällen noch bestehenden Grundform ab, welche den ersten und damit niedersten Zustand des Flossenskelets vorstellt, das Archipterygium. Dieses wird durch einen aus gegliederten Knorpelstücken bestehenden Stamm gebildet, der dem Schultergürtel angelenkt, an zwei Seiten mit meist gleichfalls gegliederten Radien besetzt ist. Ausser den am Stamme befindlichen Radien finden sich noch solche direct dem Gliedmassengürtel angefügt (vergl. Fig. 260 *d*).

Ceratodus bietet eine solche Form des Flossenskelets in einem biserial mit Radien besetzten Flossenstamm. Dagegen fehlen die Radien am Schultergürtel. Auch dieser biseriale Radienbesatz des Flossenstammes erleidet nun verschiedenartige Modificationen. Unter den Dipnoï erhält sich bei Protopterus nur die mediale Radienreihe, in Gestalt dünner Knorpelstäbchen, indess die laterale bei den Selachiern zu einer bedeu-

tenden Entfaltung gelangt. Von der medialen Reihe bestehen meist nur unansehnliche Reste (Fig. 263. *R'*), die aber immerhin deutlich genug sind, um der Annahme einer einstigen ausgedehnteren biserialen Anordnung der Radien das Wort zu reden. An den Stamm schliessen sich noch Radien an, die mittels grösserer Plattenstücke (*p. ms*) sich dem Schultergürtel verbinden. Zuweilen sind die Gliedstücke der Radien in polygonale Platten aufgelöst, die gleichfalls unter einander verschmelzen können, wie solche Concrescenzen auch an den die Flossenbasis darstellenden Stücken (*p. ms*) ersichtlich sind. Indem wir die solchen Basalstücken angefügten freibleibenden Radien jenen zurechnen, lassen sich am gesammten Flossenskelete drei Abschnitte unterscheiden: das Pro-, Meso- und Metapterygium.

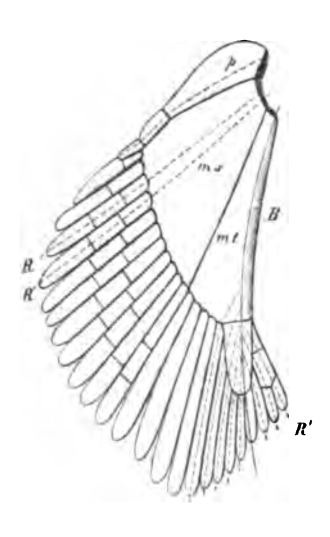


Fig. 263. Brustflossenskelet von Acanthias vulgaris. *p* Basale des Propterygiums, *mt* des Metapterygiums. *B* medialer Flossenrand. Die durch *mt* gezogene Linie deutet die Stammreihe des Archipterygiums an. Die punktirten Linien entsprechen den Radien, die grösstentheils lateral (*R R*) und nur in Rudimenten auch medial (*R'*) angeordnet sind.

Das Metapterygium (*mt*) stellt den Stamm des Archipterygium vor, sammt den diesem ansitzenden Radien. Propterygium (*p*) und Mesopterygium (*ms*) sind aus den am Schultergürtel sitzen gebliebenen Radien hervorgegangen nachweisbar.

Durch bedeutende Entfaltung des Propterygiums entsteht die eigenthümliche Flossenform der Rochen, zu welcher das Verhalten von Squatina hinleitet. Ein Radius ist hier zu einem Träger von Radien geworden und bildet, allmählich sich nach vorne richtend, einen Stamm für das Propterygium, ähnlich wie ihn das Metapterygium im Stamm des Archipterygium besitzt. Im Wesentlichen kommen mit den Haien auch die Chimaeren überein.

§ 362.

Von einem dem Brustflossenskelet der Haie ähnlichen Zustande ist das bezügliche Skelet der Ganoïden ableitbar, welches eine peripherische Reduction des ersteren vorstellt (vergl. Fig. 264). Verhältnissmässig nur wenige Radien lenken dem Flossenstamme (*B*) an, und ebenso sind die am Schultergürtel sitzenden rudimentär gebildet. Die Reduction des peripherischen Flossenskelets ist bei den Teleostiern noch weiter vorgeschritten, und der ganze primäre Stützapparat der Brustflosse besteht meist aus vier bis fünf häufig sich gleichartig verhaltenden Elementen (Fig. 261 *g*), welchen eine sehr wechselnde Anzahl kleiner, immer knorpelig bleibender Stückchen peripherisch angefügt ist. Diese dienen dann

als Stützen für das secundäre Skelet der Flossenstrahlen (*h*). Basalstücke lassen sich nur bei Wenigen (Welse), und auch da nur schwierig auf ihre ursprüngliche Bedeutung zurückführen. Nach dem bei den Ganoïden angetroffenen Befunde müssen wir in jenen Stücken als constantesten Bestandtheil das Basale des Metapterygium, sowie die Basalia einiger Radien erkennen. Der gleichartigen Function gemäss sind diese Theile einander ähnlich geworden, so dass nur die Rückführung auf das Ganoïdenskelet den Zusammenhang mit dem primären Zustand aufdeckt.

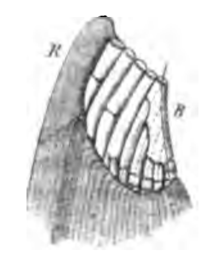


Fig. 264. Primäres Brustflossenskelet von Acipenser ruthenus nach Entfernung eines Theiles des secundären Skelets. *B* Basale des Metapterygiums. *R* Knöcherner Randstrahl des nur theilweise dargestellten secundären Flossenskelets.

In vielen Abtheilungen der Teleostier treten ausser ferneren Reductionen in der Zahl jener Stücke noch bedeutendere Umwandlungen ein. Hieher gehört der enge Anschluss an den Schultergürtel und die unbewegliche Verbindung mit dessen Bestandtheilen (Cataphracti).

Auf diese Weise lässt sich von dem reich entfalteten Flossenskelete der Selachier bis zu jenem der Teleostier eine continuirliche Reihe erkennen, deren wichtigste Veränderungen in allmählichen Reductionen kleinerer oder grösserer Abschnitte bestehen. Die Reduction schreitet von der Peripherie zur Basis vor, so dass letztere den beständigsten Theil bildet. Was das primäre Flossenskelet dadurch an Volumentfaltung einbüsst, wird compensirt durch das Auftreten von Ossificationen des Integumentes, welche, wie an den unpaaren Flossen, bald gegliederte, bald auch starre, auf beiden Flächen der Flosse entwickelte Knochenstrahlen vorstellen.

Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleich. Anatomie der Wirbelthiere. II. Leipzig 1865.

§ 363.

Am Skelete der Vordergliedmasse höherer Wirbelthiere ist vom Archipterygium der Stamm mit einseitig an ihm aufgereihten Radien erkennbar, aber ausser dem Stamme sind keine Radien dem Gliedmassengürtel angefügt. Die Anordnung der Radienglieder in schräg zum Gliedmassenstamme geordneten Reihen — eben der Richtung der primitiven Radien entsprechend — ist durch die erfolgte transversale Umgliederung verwischt, kann aber in den niedersten Formen nicht unschwer erkannt werden. Aus der Umgliederung gehen neue Abschnitte hervor, indem quere Reihen von Radiengliedern mit dem entsprechenden Gliedstücke des Stammes zu längeren Stücken sich entwickeln. Diese Veränderung ist aus der geänderten Function ableitbar, der gemäss die Gliedmasse aus einem Ruderorgan in einen zusammengesetzten Hebelapparat sich umgebildet hat.

Zuerst erscheint unter den Enaliosauriern bei Ichthyosaurus das Basale des Archipterygiums als ein grösserer Knochen von der übrigen Masse meist gleichgrosser Stücke der Gliedmasse gesondert, und darf als Humerus bezeichnet werden. Bei Plesiosaurus sind zwei darauffolgende, bei den ersteren noch indifferente Stücke gleichfalls voluminöser geworden, und entsprechen den Unterarmknochen: Radius und Ulna; darauf folgt eine doppelte Querreihe kleinerer Stücke, die einen Carpus vorstellen, und auf diese folgen wieder längere Knochenreihen, welche Metacarpus und die Phalangen der Finger repräsentiren. Die nach Auflösung von Stamm und Radien in einzelne Stücke auftretende Umgliederung lässt sich hier in einzelnen Stadien erkennen.

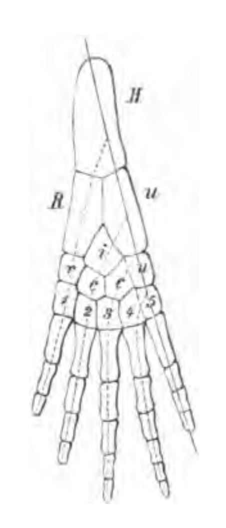


Fig. 265. Schema der Vordergliedmasse eines Amphibiums. Die Punkt-Linien deuten die Radien an, welche am Stamm des Archipterygium verbleiben.

Daran schliessen sich die bei Amphibien nachweisbaren Einrichtungen, die wir bei der hier bestehenden Verkümmerung eines Fingers aus dem an der Hintergliedmasse vollständigen Befunde ergänzen können. Hienach ist der Stamm des Archipterygiums in einer lateralen Reihe von Skelettheilen zu suchen, die vom Humerus durch Ulna zum fünften Finger verläuft und im Carpus zwei Stücke besitzt. Auf die hieran gereihten Strahlen vertheilen sich die übrigen Skelettheile. Ein Strahl beginnt mit der Speiche (Radius) und läuft in den ersten Finger aus. Ein zweiter, dritter und vierter beginnt im Carpus, um im 2—4. Finger zu enden. Der primitive Carpus setzt sich demzufolge aus 10 Stücken zusammen, fünf Carpalia tragen die Finger, drei schliessen sich den Vorderarmknochen an: Radiale, Intermedium, Ulnare, und zwei Centralia (*cc*) werden von diesen und jenen eingeschlossen.

Die Functionsänderung dieser Gliedmasse erscheint in Verbindung mit einer Axendrehung des Humerus, die in den höheren Abtheilungen auch ontogenetisch nachweisbar ist. Sie bedingt zunächst eine Verschiedenheit der Stellung der Gliedmassen im Vergleiche zu jener niederer Formen.

§ 364.

Von der vom Archipterygium abgeleiteten Grundform des Gliedmassenskeletes erhält sich ein mehr oder minder vollständiges Abbild, und gerade von den charakteristischen Verhältnissen bleiben oft in allen Abtheilungen der Wirbelthiere unverkennbare Spuren bestehen, gegen welche die zahllosen, grösstentheils in Reductionen und Concrescenzen sich aussprechenden Abweichungen zurücktreten. Diese Modificationen

erklären sich aus der Mannichfaltigkeit der Verwendung der Gliedmasse, sowie gänzliche Rückbildungen einzelner Theile oder sogar der ganzen Gliedmasse wieder von einer Aussergebrauchstellung abhängig sind.

Bei den Amphibien sind die beiden oberen Abschnitte in bedeutender Ausbildung, bieten jedoch ausser der Verschmelzung von Radius und Ulna bei den Anuren keine so bedeutenden Differenzen als der Carpus sie aufweist.

Von den primitiven Carpalstücken verschwinden einzelne in der distalen Reihe mit der häufigen Verkümmerung von Fingern, die meist auf 4 beschränkt sind, oder es können auch Verschmelzungen von zwei bis drei distalen Carpalstücken eintreten (Frösche etc.). Ebenso sind an den proximalen Carpalstücken Concrescenzen nachweisbar.

Am Armskelet der Reptilien bestehen die einzelnen Abschnitte am wenigsten verändert bei den Schildkröten, welche nicht nur 9 Carpalstücke, sondern auch die 5 Finger vollständig besitzen. Von den drei Carpalien der ersten Reihe sind bei den Eidechsen zwei mit einander verschmolzen, sowie auch jene der zweiten Reihe auffällige Modificationen und beim Schwinden einzelner Finger eine Reduction aufweisen. Bedeutender ist die Veränderung des Carpus bei den Crocodilen. Das Radiale hat hier das Uebergewicht über das Ulnare erhalten, und die zweite Carpalreihe wird nur durch einige zum Theile knorpelig bleibende Elemente repräsentirt. Dabei bieten die zwei ulnaren Finger eine Verkümmerung gegen die drei radialen dar. Rückbildungen der Gliedmasse finden sich bei den schlangenartigen Sauriern in den verschiedensten Stadien ausgeprägt. Gänzlicher Mangel dieser Theile zeichnet die Schlangen aus.

Reductionen der Hand sind bei den Vögeln, bei welchen die gesammte Vorderextremität zum Flugorgan umgewandelt ist, noch weiter ausgeprägt. Im Carpus bilden sich nur zwei Knochen (Fig. 266 *cc'*) bedeutender aus,

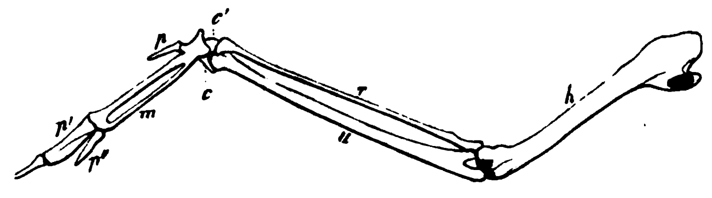


Fig. 266. Armskelet von *Ciconia alba*. *h* Humerus. *u* Ulna. *r* Radius. *c c'* Carpus. *m* Metacarpus *p p' p''* Phalangen des 1—3 Fingers.

indess ein der zweiten Carpusreihe entsprechender Knorpel mit den Basen des Metacarpus frühzeitig verwächst. In der Hand bleiben drei Finger mehr oder minder ausgebildet, die sich bei den Saururen discret erhalten, indess bei Ratiten und Carinaten das Metacarpale (*m*) des zweiten und dritten, meist auch noch jener des ersten, zu Einem Knochenstücke verwachsen. Am dritten Finger kommt noch das Rudiment eines 4. vor.

In der Zahl der Phalangen ergeben sich von den Eidechsen bis zu den Vögeln Rückbildungen. Vom ersten Finger der Radialseite bis zum

vierten besteht eine Zunahme der Phalangen von zwei bis fünf, nur der fünfte enthält eine geringere Zahl. Bei den Crocodilen ist diese Zunahme nur bis zum dritten Finger vorhanden; bei den Vögeln besitzt meist der zweite Finger zwei Phalangenstücke (p'), der erste und dritte nur eines (p p''), selten besteht am ersten und zweiten Finger eine Phalange mehr.

FÜRBRINGER, M., Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenartigen Sauriern. Leipzig 1870.

§ 365.

Die grössere Mannichfaltigkeit der Anpassungsverhältnisse an verschiedene Verrichtungen spricht sich bei den Säugethieren in bedeutenderen Verschiedenheiten im Bau des Armskelets aus. Die Elemente des letzteren lassen bezüglich der Zahl der Carpalia an die niederen Zustände, wie sie etwa bei Schildkröten bestehen, anknüpfen. Wenn auch durch Verkümmerung einzelner Finger viele Modificationen der Hand bestehen, so ist doch der Extremität, selbst in unteren Abtheilungen der Säugethiere, ein mehrseitiger Gebrauch erhalten. Eine freiere Beweglichkeit der beiden Knochen des Vorderarms, sowie die Verbindung der Hand mit einem derselben (dem Radius), enthebt die Vorderextremität ihrer niederen Function als blosser Stützapparat, und lässt sie zum Greiforgane sich umgestalten. Die letztere Erscheinung kommt sowohl bei Didelphen als auch bei Monodelphen zum Ausdruck und erreicht ihre höchste Form bei den Primaten. Der Carpus besitzt die drei primitiven Stücke der ersten Reihe. Nicht selten kommt auch noch ein Centrale vor (Nager, Insectivoren, Halbaffen, beim Orang und, frühzeitig schwindend, beim Menschen). Die distalen Carpalknochen bieten eine Verschmelzung der beiden ulnaren zu einem Hamatum dar (vergl. Fig. 268. *I. II*). Einen besonderen, dem Ulnarrand des Carpus angefügten Knochen, bildet das Pisiforme, das bei vielen eine sehr bedeutende Grösse erreicht. Es findet sich schon bei Reptilien und ist als einziger Rest einer bei Enaliosauriern reicheren Reihe nachweisbar.

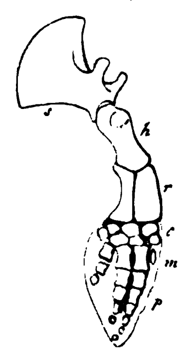


Fig. 267. Vordere Extremität eines jungen Delphin. *s* Scapula. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna. *c* Carpus. *m* Metacarpus. *ph* Phalangen.

Die aus dieser Formenreihe hervorgebildeten Modificationen stehen in engstem Connexe mit der Verrichtung. Wir treffen in ihnen sowohl beträchtliche Verlängerungen einzelner Abschnitte bei der Verwendung des Armes zum Flugorgane (Chiroptera), sowie auch Verkürzungen und massivere Gestaltung einzelner Theile in vielen Fällen, wo der Arm gleichfalls in vorwiegend einseitige Verwendung, wie beim Graben etc. kommt, wofür Monotremen, manche Edentaten, Talpa etc. Beispiele liefern. Der Ausbildung, welche hier die einzelnen Theile des Armskelets darbieten, stellen sich die Rückbildungen

entgegen, welche der Vordergliedmasse der Cetaceen geworden sind. Sie bildet ein in seinen einzelnen Abschnitten wenig bewegliches Ruder, dessen einzelne Elemente sogar jede Gelenkverbindung verlieren können und zu einer ungegliederten flossenartigen Masse vereinigt sind (Fig. 267).

Bei einer anderen Reihe wird die Vorderextremität blosses Stütz- und Bewegungsorgan, unter Rückbildung einzelner Finger. Dass hier kein primärer Zustand vorliegt, ergibt sich aus der relativen Stellung der Vorderarmknochen, die einen Pronation und Supination besitzenden Zustand voraussetzen lässt. Mit der einseitigen Verwendung der Gliedmasse geht jene Bewegung verloren, Radius und Ulna werden unbeweglich verbunden, was zu einer Rückbildung einzelner Theile dieser Knochen und völliger Verwachsung derselben führen kann. So erscheinen sie bei den Artiodactylen, unter denen bei den Wiederkäuern das distale Ende der Ulna rudimentär wird. Bei den Tylopoden und Einhufern ist letzteres ganz geschwunden und der obere Theil der Ulna ist mit dem Radius zu Einem Knochen vereint.

In dem Verhalten der Finger lassen sich zwei Reihen von Zuständen unterscheiden. Beiden fehlt der erste Finger, der schon bei den digitigraden Carnivoren ausser Function tritt Fig. 268 *II*). Von den übrigen

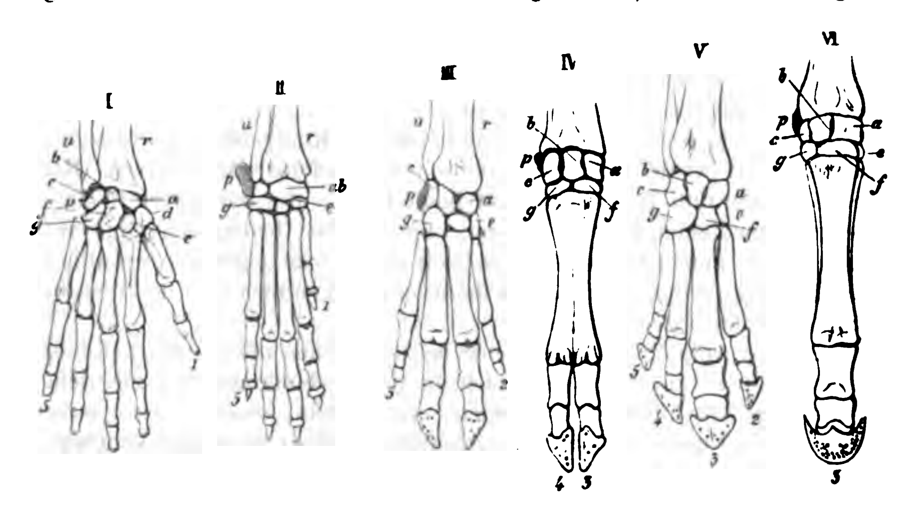


Fig. 268. Handskelete von Säugethieren. *I* Mensch. *II* Hund. *III* Schwein. *IV* Rind. *V* Tapir. *VI* Pferd. *r* Radius. *u* Ulna. *a* Scaphoïd. *b* Lunare. *c* Triquetrum. *d* Trapezium. *e* Trapezoïd. *f* Capitatum. *g* Hamatum. *p* Pisiforme.

aber ist bei den Artiodactylen der dritte und vierte vorwiegend entfaltet (*III. IV*), so dass die beiden anderen (2 und 5) oft nicht zur Berührung des Bodens kommen (Schweine, Moschusthiere). Dann geht der fünfte Finger verloren, so dass nur der dritte und vierte entwickelt sind und der zweite einen unansehnlichen Anhang vorstellt (Anoplotherium). Das Uebergewicht des dritten und vierten Fingers wird noch bedeutender

durch die Verschmelzung der beiden Metacarpalien (IV), indess der zweite und fünfte Finger rudimentär wird (Rinder, Schafe, Hirsche etc.). Die Reihe der Perissodactylen beginnt gleichfalls mit vierfingerigen Formen, aber hier besitzt nur Ein Finger (der dritte) das Uebergewicht (Tapire) (V). Mit Rückbildung des fünften schon im letzten Falle kleinsten Fingers (Palaeotherium) schliesst sich der zweite und vierte dem dritten als Anhang an (Hipparion) und durch die Reduction der beiden seitlichen Finger auf ihre blossen Metacarpalstücke, die als »Griffelbeine« dem ansehnlichen Metacarpus des dritten Fingers angelagert sind (VI), wird der letztere zur einzigen Stütze der Gliedmasse (Equus).

Die Zahl der Phalangen der einzelnen Finger bietet nur bei den Walthieren eine Vermehrung, bei allen Uebrigen ist sie für den ersten Finger auf zwei, für alle anderen auf drei festgestellt.

Hintere Gliedmassen.

Beckengürtel.

§ 366.

Die Verhältnisse des Beckengürtels stehen wieder mit der Verschiedenartigkeit der Leistungen der Extremität in Zusammenhang. Die Homologie beider Skeletabschnitte wird daher um so vollständiger zu erkennen sein, je gleichartiger die Function beider Extremitäten und je niederer die Stufe der Differenzirung ist.

Auch dem Beckengürtel liegt ein einfaches Knorpelstück zu Grunde. Dieses besitzt bei den Selachiern nur selten eine dorsale Ausdehnung. Bei den Ganoïden und Teleostiern sind beide Hälften des ossificirten Skelettheiles in medianem Zusammenhang. Sie erleiden bedeutende Lageveränderungen, indem sie verschieden weit nach vorne gegen den Schultergürtel gerückt sein können (Pisces thoracici), und endlich sogar mit diesem sich verbinden (Pisces jugulares).

Bei den Amphibien treten beide Beckenknochen mit der Wirbelsäule in Verbindung; zugleich lassen sich an der Verbindungsstelle mit dem Femur zwei Abschnitte unterscheiden: der dorsale, einem Querfortsatze (resp. einem Rippenrudimente) angeheftete, wird als Ilium, der ventrale, median mit dem der anderen Seite verbundene als Scham-Sitzbein bezeichnet (Urodelen). Es besteht aber Grund zur Vermuthung, dass er nur einem Sitzbein (Ischium) entspricht. Eine Modification erleidet diese Form bei den Anuren (vergl. Fig. 225), indem die langen und schmalen Darmbeine (*il*) sich mit den zu einer senkrechten Scheibe umgewandelten und unter einander verschmolzenen Scham-Sitzbeinen (*is*) vereinigen.

Bedeutender entfaltet sich das Ilium der Reptilien, bei Chamaeleo ist es einer Scapula ähnlich, und in ein einem Suprascapulare vergleichbares Stück fortgesetzt. Mehr in die Länge gestreckt ist es bei Eidechsen (Fig. 269. *Il*), kürzer und breiter bei Crocodilen (Fig. 270. *Il*). Die Richtung des Knochens geht nach vorne, so dass seine Becken-

verbindung hinter dem Acetabulum liegt. Bei Eidechsen und Schildkröten geht der ventrale Theil des Beckens vom Acetabulum her in zwei divergente Stücke aus (Fig. 269), die eine weite Oeffnung (Foramen obturatum) umschliessen. Der vordere Schenkel wird als Schambein (*P*), der hintere als Sitzbein (*Js*) benannt. Beide Knochen jeder Seite zeigen verschiedene Grade der medianen Verbindung unter sich, die sogar auf-

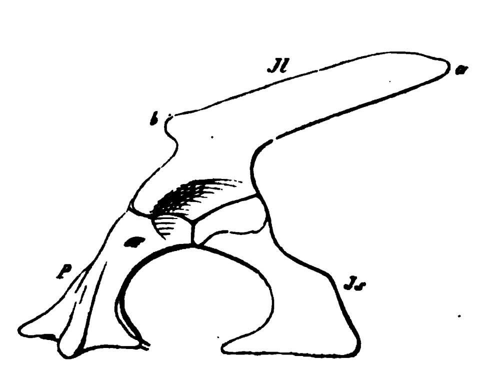


Fig. 269. Linksseitige Ansicht des Beckens von Monitor. *Jl* Darmbein. *Js* Sitzbein. *P* Schambein. *a* Hinteres Ende des Darmbeines. *b* Vorderer Höcker desselben.

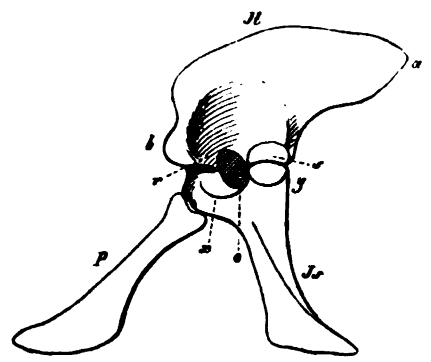


Fig. 270. Linksseitige Ansicht des Beckens von Alligator lucius. *x y* Zwei Aeste des Sitzbeines, welche mit *r s*, zwei Fortsätzen des Darmbeines eine im Pfannengrund befindliche Durchbrechung *o* umschliessen. Uebrige Bezeichnung wie in nebenstehender Figur.

gehoben sein kann. Hievon ist das Becken der Crocodile (Fig. 270) in manchen Punkten verschieden, indem von der Pfanne ein einziger Knochen (*Js*) ventralwärts abgeht, der mittelst zweier Fortsätze (*x. y*) mit dem Ilium sich verbindet. Er scheint nur ein Sitzbein vorzustellen, und ein ausserhalb des Acetabulums liegender, mit dem Sitzbeine articulirender Knochen (*p*) mit dem anderseitigen in die vordere Bauchwand convergirend, stellt sich als Schambein dar.

Hieran reihen sich die Becken fossiler Dinosaurier, deren Ilium durch einen nach vorne gerichteten Fortsatz ausgezeichnet ist, von welchem die lebenden Saurier wie die Crocodile nur eine Andeutung (*b*) zeigen. Die Pfanne erscheint gleichfalls durchbrochen und verbindet sich mit einem langen, schräg nach hinten und abwärts gerichteten Sitzbeine, das mit dem anderseitigen nicht vereinigt ist. Vom vorderen Pfannenrande geht ein langes, gleichfalls frei endendes Schambein aus, in parallelem Verlaufe mit dem Sitzbein.

In diesem Verhalten birgt sich schon das Wesentliche des Vogelbeckens (Fig. 271). Das Darmbein (*Jl*) erstreckt sich hier nicht nur weit nach hinten (*aa*), sondern lässt auch den vorderen Fortsatz zu einer breiten Platte (*bb*) sich gestalten. Diese dehnt sich längs des Lendenabschnittes der Wirbelsäule, sogar noch auf den thoracalen aus, und zieht dadurch eine beträchtliche Anzahl von Wirbeln in den Bereich des Beckens. Von der

durchbrochenen Pfanne aus tritt das Sitzbein (*Js*) ziemlich parallel mit dem hinteren Darmbeinstücke nach hinten und ähnlich verläuft das schwache, mit einem kleinen Abschnitte an der Pfanne betheiligte Schambein (*P*), dessen das Sitzbein überragende Enden meist convergiren und bei Struthio sogar eine Symphyse bilden. Zwischen Darm- und Sitzbein, wie zwischen diesem und dem Schambein treten verschiedenartige Verbindungen ein.

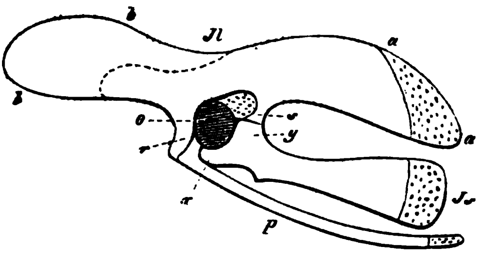


Fig. 271. Linksseitige Ansicht eines Vogelbeckens. Der punktirte Abschnitt bezeichnet den durch Knorpelwachsthum sich nach hinten verlängernden Theil der drei Stücke des Beckens. Die punktirte Linie grenzt den ohne Betheiligung von Knorpel nach vorne wachsenden Theil des Darmbeines (*bb*) ab. Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.

Bedeutend verschieden ist das Becken der Säugethiere. Die primitive Sacralverbindung liegt stets vor der Pfanne. Das Ilium ist aber von vorne nach hinten gerichtet, und der bei Vögeln hintere Rand des Iliums entspricht dem vorderen des Säugethier-Darmbeines. Von den Amphibien aus entstehen demnach zwei divergente Darmbein-Stellungen. Bei den Amphibien ist es von der Sacralverbindung lateral und abwärts gerichtet: bei Reptilien und Vögeln schräg vorwärts, und bei Säugern dagegen schräg caudalwärts. Der ventrale Theil des Beckens umschliesst ein Foramen obturatum, und bildet mit dem anderseitigen einen ventralen Abschluss.

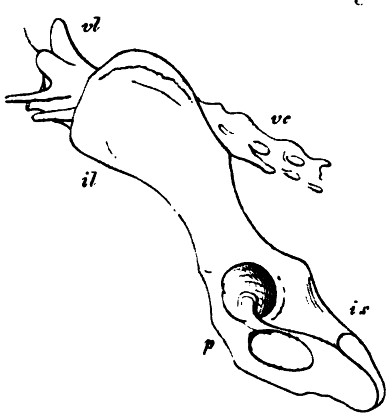


Fig. 272. Linksseitige Ansicht des Beckens eines Hundes. *il* Ilium. *is* Ischium. *p* Os pubis. *vl* Vorletzter Lumbalwirbel. *vc* Caudalwirbel.

Der primitive Beckenknorpel lässt das Ilium und Ischium hervorgehen; das Schambein entsteht aus einer gesonderten Anlage, die mit der Darm-Sitzbein-Anlage in der Pfanne sich verbindet (Mensch). Daraus ergibt sich ein Grund für die Auffassung des Schambeins als eines selbständigen Skelettheiles, der bei den Crocodilen in dieser Selbständigkeit beharrt. Das Darmbein der Säugethiere verbindet sich mit wenigen Wirbeln. Auch das Sitzbein kann mit falschen Sacralwirbeln Verbindungen eingehen (Dasypus, Bradypus). Die Verbindung der beiden ventralen Schenkel in einer Scham-Sitzbeinfuge bei den Beutelthieren, vielen Nagern, Artiodactylen und Perissodactylen bedingt eine langgestreckte Form des Beckens. Bei Insectivoren und Carnivoren beschränkt sich die Ver-

bindung mehr auf die beiden Schambeine, und in den höheren Ordnungen findet dies noch entschiedener statt.

Als eine selbständige Anpassung besteht bei Manchen (Insectivoren und Chiroptern) an der Stelle der Schambeinsymphyse eine blosse Bandverbindung, welche bei weiblichen Individuen sogar eine bedeutendere Ausdehnung erhalten kann (Erinaceus).

Bei dem Mangel einer hinteren Extremität erliegt auch der Beckengürtel einer Rückbildung. Rudimente von ihm finden sich bei den Cetaceen.

Vor den Schambeinen finden sich bei Monotremen und Beutelthieren noch zwei nach vorne gerichtete Knochenstücke, die Beutelknochen (Ossa marsupialia), bei Thylacinus zu unansehnlichen Knorpelrudimenten rückgebildet.

GEGENBAUR, C., Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel. Jen. Zeitschr. VI. — HOFFMANN, C. K., Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Amphibien u. Reptilien. Niederländ. Arch. III.

Hintere Extremität.

§ 367.

Die für die Vorderextremität geschilderten Einrichtungen greifen in ähnlicher Weise auch für die hintere Gliedmasse Platz. Sie bildet bei den Fischen die Bauchflosse. Ihr Skelet zeigt bei den Selachiern eine ähnliche Beschaffenheit wie jenes der Brustflosse und als bedeutendste Verschiedenheit kann im Vergleiche mit jener ein einfacheres Verhalten der Radien angeführt werden. Gewöhnlich ist das Basale des Flossenstammes beträchtlich verlängert. Die dem Basalstück folgenden Glieder gehen bei den Männchen eine besondere Veränderung ein, die sie zu einem Begattungsorgane umbildet.

Aus einer der Reduction des Brustflossenskelets sehr ähnlichen peripherischen Rückbildung ist das Skelet der Bauchflosse bei Ganoïden ableitbar, und von diesen jenes der Teleostier. Doch zeigt sich entsprechend der geringeren Entwickelung der gesammten Bauchflosse meist eine bedeutende Vereinfachung, sowohl im Volum als in der Anzahl der einzelnen Stücke. In beiden Abtheilungen findet dieselbe Betheiligung des Hautskelets an der Flächenvergrösserung der Bauchflosse statt, wie es für die Brustflosse aufgeführt ward.

Bezüglich der Vergleichung der Hinterextremität der höheren Wirbelthiere mit der Bauchflosse der Fische muss wieder vom Archipterygium ausgegangen werden, welches wie dort als der niederste Zustand erscheint. Die Gliederung der Extremität in einzelne sich folgende Abschnitte bildet eine Wiederholung des am Armskelete getroffenen Verhaltens. Wir unterscheiden Femur, Tibia und Fibula, endlich am Fusse: Tarsus, Metatarsus und die Phalangen. Die vier inneren Zehen lassen sich mit den

sie tragenden Skelettheilen gleichfalls als Glieder von Radien betrachten, die von einer vom Femur durch Fibula zur Aussenzehe verlaufenden Knochenreihe ausgehen. Zehn Stücke setzen den Tarsus zusammen, drei davon schliessen an den Unterschenkel an, Fibulare, Intermedium, Tibiale. Zwei stellen Centralia vor, und fünf distale Tarsalia tragen die Metatarsusknochen. (Vergl. Fig. 265.)

Bei den Enaliosauriern bilden die Skelettheile der Hinterextremität eine vollständige Wiederholung jener der vorderen, und selbst bei einem Theile der Amphibien (den Urodelen) treffen wir im Hauptsächlichsten ein gleiches Verhalten, so dass es einer speciellen Aufführung nicht weiter bedarf. Da sich bei den meisten Urodelen die Fünfzahl der Endstücke oder Zehen der Hintergliedmassen erhält, so ist die Uebereinstimmung mit der primitiven Form noch deutlicher als am Armskelete. Bei Cryptobranchus, Menopoma u. a. bestehen sogar die beiden Centralia. Dagegen ist bei den Anuren eine bedeutendere Veränderung ausgeprägt: Tibia und Fibula verschmelzen. An der Stelle der proximalen drei Tarsalstücke treffen wir zwei lange aber an den Enden häufig verschmolzene Knochen, die gewöhnlich als Astragalus und Calcaneus bezeichnet werden. Auch die distale Reihe der Tarsalia bietet bedeutende Reductionen. Endlich ist noch das Vorkommen des Rudimentes einer sechsten Zehe beachtenswerth.

Fig. 273. Hintere Extremität einer Larve von Salamandra maculosa. Die punktirten Linien sind durch die Radien gelegt, denen die einzelnen Stücke angehören.

§ 368.

Bei den Schildkröten ist bei unwichtigen Modificationen der grösseren Stücke der Extremität eine allmähliche Concrescenz einzelner Knochen des Tarsus bemerkbar, welche für das Verständniss des Fussskelets sowohl der übrigen Reptilien als auch der Vögel belangreich ist. Ein Intermedium ist mit dem Tibiale zu einem Astragalus vereinigt, und diesem ist noch das Centrale angeschlossen, oder auch völlig mit ihm verschmolzen. Ebenso stellt das vierte und fünfte Tarsale einen einzigen Knochen, das Cuboïd, vor. Durch die Entstehung Eines Knochenstückes aus Knochen der ersten Tarsalreihe und durch die feste Verbindung dieses Stückes mit Tibia und Fibula ergibt sich eine eigenthümliche Articulationsweise des Fusses. Er bewegt sich in einem Intertarsalgelenk.

Etwas verschieden gestaltet sich das Fussskelet der Crocodile. Tibia und Fibula articuliren hier mit zwei Knochen, davon der fibulare die grösste Beweglichkeit besitzt. Der der Tibia verbundene grössere Knochen entspricht jenem der Schildkröten. Ihm articulirt ein Knorpelstück, das sich enger mit dem Metatarsus verbindet, während mit dem Fibulare ein Cuboïd articulirt. Durch die Selbständigkeit des Fibulare wird eine erst bei den Säugethieren wieder auftretende Eigenthümlichkeit dargestellt. Bei Eidechsen zeigt der aus vier primären Elementen hervorgegangene Tarsalknochen (Fig. 274. *A. ts*) in seiner Anlage keine Andeutung seiner einzelnen Bestandtheile mehr. Er verbindet sich unbeweglich mit Tibia und Fibula, indess die distalen Tarsusstücke (*ti*) in verschiedenem Masse dem Metatarsus sich anschliessen. Am vollständigsten scheint dies bei fossilen Sauriern (Ornithosceliden) der Fall gewesen zu sein.

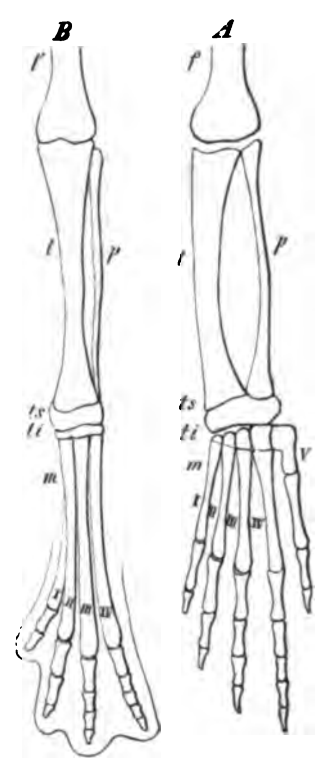


Fig. 274. Fusskelet eines Reptils (Eidechse) (*A*) und Vogels (*B*), letzteres im embryonalen Zustande dargestellt. *f* Femur. *t* Tibia. *p* Fibula. *ts* Oberes, *ti* unteres Tarsusstück. *m* Mittelfuss. *I — V* Metatarsalstücke der Zehen.

In diesen Einrichtungen sehen wir eine Vorbildung des Baues des Vogelfusses, der im embryonalen Zustande (Fig. 273. *B*) die bei manchen Reptilien bleibend gegebenen Verhältnisse zeigt. Die Fibula (*p*) reicht bis zum Tarsus. Letzterer legt sich aus zwei Knorpelstücken an, das obere (*ts*) ist zweifellos dem bei Reptilien aus vier Elementen sich zusammensetzenden Knochen homolog, das untere (*ti*) entspricht der distalen Reihe von Tarsusknochen. Den Metatarsus bilden ursprünglich gleichfalls fünf discrete Knorpelstücke, von denen aber nur vier (*B. I—IV*) Zehen tragen, indess das fünfte sehr unansehnliche völlig mit dem unteren Tarsusstück verschmilzt. Die Veränderung des embryonalen Verhältnisses zeigt sich am Unterschenkel in einer Rückbildung der Fibula (Fig. 275. *b'*), welche später wie ein unansehnlicher, niemals den Tarsus erreichender Anhang (*b'*) der Tibia (*b*) ansitzt. Mit der Tibia verwächst der obere Tarsalknorpel und bildet ihren Gelenkkopf, der untere Tarsalknorpel vereinigt sich mit dem durch Verschmelzung der drei längeren Metatarsusknochen entstehenden einheitlichen Stücke (*c*), an welchem Trennungsspuren meist nur noch am distalen Ende in den einzelnen Capitula fortbestehen (Fig. 275. *c'*). Das Metatarsale der ersten oder Innenzehe erhält sich selbständig und bleibt meist ein kleiner, dem

grossen »Laufknochen« Tarso-Metatarsus angefügter Anhang. Am Vogelfusse sind somit bei den Reptilien ausgesprochene Einrichtungen weiter entwickelt, indem die Theile, welche dort nur feste Verbindungen zeigten, verschmolzen, aber die Bewegung des Fusses findet in demselben Intertarsalgelenk statt.



Fig. 275. Hintere Extremität von Buteo vulgaris. *a* Femur. *b* Tibia. *b'* Fibula. *c* Tarso-Metatarsus. *c'* Dasselbe Stück isolirt von vorne gesehen. *d d' d'' d'''* Vier Zehen.

Bezüglich der Zehen treffen wir die Fünfzahl auch bei Reptilien vorherrschend: erst bei den Vögeln sinken sie auf vier oder drei, sogar auf zwei (Struthio). Die Phalangen der Zehen zeigen im Allgemeinen eine Zunahme von der aus zwei Stücken bestehenden Innenzehe an bis zur vierten Zehe, an der man fünf Phalangen zählt. Dies gilt für Eidechsen, Crocodile und Vögel. Eine geringere Zahl besitzen Amphibien und Schildkröten. Unter den Reptilien sind Reductionen der Gliedmasse bei schlangenartigen Sauriern verbreitet, allgemein bei Schlangen, bei denen nur die Peropoda noch Rudimente besitzen.

Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleich. Anat. I Leipzig 1864.

§ 369.

Die eigenthümlichen Differenzirungen des Skeletes der Hintergliedmasse der Reptilien und Vögel stellen die Säugethiere ausser Anschluss. Im Allgemeinen sind die Umgestaltungen weniger mannichfaltig als an der Vordergliedmasse. Das Femur ist bei den Perissodactylen, manchen Nagern u. a. durch einen dritten Trochanter ausgezeichnet. Am Unterschenkel erhält die Tibia die Hauptrolle, die Fibula wird häufig, besonders bei den Ungulaten, rudimentär. Bei den Artiodactylen erhält sich das distale Endstück, welches mit der Tibia wie mit dem Tarsus (Astragalus) articulirt, und anscheinend dem letzteren zugetheilt wird. Auch Verwachsungen der vollständigen Tibia und Fibula kommen vor (z. B. bei Nagern, Insectivoren).

Den am meisten charakteristischen Abschnitt bildet der Tarsus, der mit 2 Stücken sich dem Unterschenkel anschliesst, aber meist nur mit Einem (Astragalus) das Sprunggelenk bildet. An dem zweiten Knochen (Calcaneus) ist die bei Crocodilen angedeutete Fortsatzbildung weiter entwickelt. Das Centrale erhält sich selbständig, rückt aber als Naviculare an den inneren Fussrand vor. Mit dem Calcaneus bildet es bei einigen Prosimiae eine bedeutende Verlängerung (Macrotarsi). Von den fünf distalen Knochen sind die zwei äusseren stets nur durch das Cuboïd vertreten, die drei inneren bleiben zumeist getrennt (Keilbeine). Mit der Verminderung der Zehen tritt häufig auch an den letzteren eine Reduction ein, sie können sogar mit dem Metatarsus verschmelzen, wie z. B. bei Bra-

dypus. Auch das Cuboïd kann mit dem Naviculare vereinigt sein (Wiederkäuer).

Aus der ursprünglichen Function eines Stütz- und Bewegungsorganes bildet sich auch für den Fuss die Function eines Greiforganes heraus, und dadurch nähert sich der Fuss auch in manchen Formerscheinungen dem Ende der Vordergliedmasse: der Hand. In allem Wesentlichen seines Baues hat er dabei nicht aufgehört Fuss zu bleiben, wenn wir an den anatomischen Begriffen von Hand und Fuss festhalten und nicht die functionellen Verhältnisse in den Vordergrund stellen, in welchem Falle auch der Rüssel des Elephanten eine »Hand« wäre.

Jene Umbildung des Fusses besteht bei manchen Beutlern, den Halbaffen und den Primaten. Ihr Schwerpunkt liegt in der Ausbildung der ersten Zehe in einer dem Daumen der Hand analogen Weise. Auch beim Menschen bestehen Andeutungen dafür, dass sein Fuss früher ein Greiforgan war. Wird diese Function aufgegeben, so ist eine Verkümmerung jener Innenzehe in dem Maasse die Folge, als der Fuss bei der Locomotion nicht mehr mit der ganzen Sohlfläche auftritt. Die kürzere Innenzehe ist dann ausser Function gesetzt (Digitigrade Carnivoren). Ganz geschwunden ist sie demgemäss bei den Ungulaten, deren Gliedmassen ausschliesslich der Locomotion dienen und Stützen des Körpers sind. Das Verhalten des Metatarsus und der Zehen bietet jenem der Vordergliedmasse parallele Befunde bei Artio- und Perissodactylen. Bei letzteren ist die allmähliche Umwandlung des Fusses aus einem vierzehigen in einen einzehigen in einer ähnlichen palaeontologischen Reihe erkannt wie das schon bei der Vordergliedmasse erwähnt ward.

Muskelsystem.

§ 370.

Das Muskelsystem der Wirbelthiere sondert sich in der Embryonalanlage aus dem Mesoderm und bietet eine der Metamerie des gesammten Körpers entsprechende Gliederung dar. Vor der Differenzirung des Skelets stellt die unter dem Integumente lagernde Muskulatur mit jenem einen Hautmuskelschlauch vor, jenem gegliederter wirbelloser Thiere in vielen Beziehungen ähnlich, wenn auch nicht geradezu von einem solchen ableitbar.

Die Beziehungen zum Skelete, die Bildung einer Skeletmuskulatur, sind somit in dem Maasse erworben, als sie an die Ausbildung des Skelets geknüpft sind. Bei Amphioxus, dessen Skelet wesentlich in der Chorda dorsalis besteht, ist das Muskelsystem, wenigstens am Rumpftheile des Körpers, ohne jene Beziehungen und nur an dem die Athemhöhle umschliessenden Körperabschnitte scheinen Verbindungen mit dem Visceralskelet zu bestehen. Die gesammte Muskulatur ist in zwei seitliche, dorsal und ventral durch Bindegewebe getrennte Längsmassen geordnet.

Diese Längsmuskelzüge sind durch bindegewebige Septa in eine Reihe von Metameren (Myocommata) geschieden und jene Septa dienen ebenso zum Ursprunge wie zur Insertion der zwischen ihnen gerade verlaufenden Fasern. Während diese Muskelmasse dorsal sich längs des ganzen Körpers erstreckt, wird sie ventral am vorderen Körperabschnitte durch die Beziehungen zum Kiemenskelet modificirt.

Auch bei den Cyclostomen ist der grösste Theil der Muskulatur noch ohne unmittelbare Verbindung mit dem Skelete, indem die oberflächlichen Lagen wieder nur mit Bindegewebe in Zusammenhang stehen, und jene Metameren bildenden Septa über den ganzen Rumpf- und Caudaltheil des Körpers vertheilt vorkommen. Doch erscheint sowohl am Kopfe wie am Visceralskelet eine selbständige Sonderung einzelner mit Skelettheilen verbundener Muskeln.

Die Ausbildung des Skelets ruft eine Verbindung mit der Muskulatur hervor, indem Skelettheile zwischen Muskelmassen, den bindegewebigen Septis folgend, einwachsen. Damit wird die primitive Gleichartigkeit der Muskulatur des Körpers aufgelöst, und es beginnt eine Scheidung, welche sich einerseits in dem Auftreten einer Skeletmuskulatur, andererseits in der eigenartigen Entfaltung des nicht mit dem Skelete sich verbindenden Restes des Gesammtmuskelsystems zu einer Hautmuskulatur ausspricht.

Das gesammte Muskelsystem bedarf noch sehr der methodischen Untersuchung, bevor es die Stufe erreicht, auf der unsere Kenntnisse des Skeletes sich befinden. Wir müssen uns deshalb in dieser Darstellung auf eine Skizze mit wenig sicheren Linien beschränken.

Hautmuskeln.

§ 371.

Indem wir die Hautmuskeln als ursprünglich mit jenen des Skelets einen gemeinsamen Complex bildend ansehen, sind jene Muskeln davon zu trennen, welche dem Integument als solchem angehören.

Unter den Cyclostomen erscheint ein Theil der Rumpfmuskulatur durch mangelnde Verbindung mit Skelettheilen im Wesen als Hautmuskeln, und selbst bei den niederen Gnathostomen steht ein bedeutender Theil der grossen seitlichen Rumpfmuskelmassen nur durch die vom Skelete ausgehenden sehnigen Zwischenbänder mit diesem in Zusammenhang, ist daher noch nicht zur Skeletmuskulatur in dem Sinn geworden, dass Ursprung und Ende eines Muskelbündels Skelettheilen angefügt ist. Aus diesem mehr indifferenten Verhalten wird das Fehlen gesonderter Hautmuskeln begreiflich. Doch erscheinen wenigstens in der äusseren Wand der respiratorischen Vorkammer bei Selachiern deutliche Hautmuskellagen als Theile eines gemeinsamen Constrictors.

Auch an manchen anderen Körperstellen finden sich nicht mit den grossen Seitenmuskeln zusammenhängende subcutane Muskeln, denen

eine längs der Seitenlinie der Teleostier verlaufende, durch intensivere Färbung ausgezeichnete Schichte beizuzählen sein wird. Bei den Amphibien treten Hautmuskeln theils am Kopfe zur Bewegung der Nasenöffnungen, theils — bei Anuren — in der Nähe des Steisses auf. Die an den äusseren Nasenöffnungen liegenden Muskeln kommen reicher entwickelt auch den Reptilien zu. Eine functionell bedeutende Wichtigkeit erreichen Hautmuskeln bei den Schlangen, indem sie eine bei der Locomotion wirksame Bewegung der Schuppen bewerkstelligen.

Die Vögel besitzen grössere platte Hautmuskeln an verschiedenen Körpertheilen; wie bei Reptilien (Chelonier) ist eine continuirliche Muskelschichte am Halse verbreitet, andere Hautmuskeln nehmen ihren Ursprung vom Skelete, wie z. B. die in die Flughaut tretenden, dieselbe spannenden Musculi patagii. Auch die zur Bewegung der Armschwingen und der Steuerfedern dienenden Muskeln gehören in diese Kategorie.

In höherem Grade ist die Hautmuskulatur der Säugethiere entwickelt. Meist lagert unter dem Integumente des Rumpfes ein grosser, den Rückentheil des Körpers bedeckender und von da auch auf Hals und Kopf sich fortsetzender Muskel, der an verschiedenen Stellen der Haut mittelst sehniger Theile sich inserirt und von seinen vorderen Partien auch eine Insertion an den Humerus abgibt. Er ist am meisten bei Echidna, bei Dasypus und beim Igel entwickelt, bei welchen er das Zusammenkugeln bedingt. Bei den meisten Affen besitzt der grosse Hautmuskel dieselbe Ausdehnung wie bei den übrigen Säugethieren, in grösserer Selbständigkeit erscheint er jedoch am vorderen Abschnitt. Beim Orang und Chimpanse ist letzterer durch eine die Seitentheile des Halses einnehmende und von da auf das Gesicht sich fortsetzende Muskelplatte vorgestellt, die beim Menschen auf das Platysma myoïdes beschränkt ist.

Muskulatur des Skelets.

§ 372.

Die aus der Verbindung des Muskelsystems mit dem Skelete entspringende Differenzirung der Muskeln steht mit jener des Skeletes im engsten Zusammenhange, wie sich denn beide Theile stets in einem aus der gemeinsamen Function entspringenden gegenseitigen Anpassungsverhältnisse darstellen. So ist grösseres Volum eines Skelettheiles mit einer Volumszunahme der bezüglichen Muskeln verbunden, und die Rückbildung eines anderen Skeletstückes entspricht der Verkümmerung seiner Muskulatur. Ebenso ist die grössere functionelle Selbständigkeit der Muskeln an eine bedeutendere Differenzirung geknüpft.

Aus dieser Sonderung entstehen einzelne Muskelsysteme, deren jedes wieder in untergeordnete Complexe mehr oder minder discreter Muskeln zerfällt. Als solche Systeme können die Muskeln des Rumpfes, die Muskeln des Kopfskelets und die Muskeln der Gliedmassen unterschieden werden.

Die Muskeln des Rumpfes, Seitenrumpfmuskeln, bilden die bereits oben erwähnte primitive Muskulatur. Sie bestehen aus zwei, die Seitentheile des Körpers einnehmenden, vom Kopf bis zum caudalen Ende verlaufenden Muskelmassen (M. laterales), welche in der Medianlinie des Rückens, wie in jener des Bauches von einander geschieden sind. Unter den Cyclostomen erscheint der ventrale Theil dieser Muskelmassen bei den Myxinoïden durch einen schrägen Verlauf seiner Fasern ausgezeichnet. Ob dadurch ein neues System vorgestellt wird, ist zweifelhaft. Jede Hälfte zerfällt in eine dorsale und ventrale Partie, welche in einer horizontal durch die Wirbelsäule gelegten Ebene von einander geschieden sind, so dass im Ganzen vier Seitenmuskeln bestehen.

Jeder der vier Seitenrumpfmuskeln wird bei den Fischen durch eine den Wirbeln entsprechende Anzahl von sehnigen Blättern (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Abschnitte geschieden, welche auf der Oberfläche durch die als Inscriptiones tendineae zu Tage tretenden freien Ränder jener Blätter leicht unterscheidbar sind. Da die Muskelfasern zwischen je zweien der Sehnenblätter stets parallel verlaufen, so bieten letztere Ursprung wie Insertion für einen Abschnitt dar. Die Muskeln stehen dadurch nur in mittelbarer Verbindung mit dem Skelete. Der Verlauf der sehnigen Septa ist anfänglich plan, ändert sich aber in einen gebogenen, und zwar in der Weise, dass in jedem dorsalen Muskel eine untere aus in einander steckenden, mit der Spitze nach vorn gerichteten Kegeln (Fig. 276. *A. a*) gebildete, und eine obere aus Kegelstücken bestehende Schichte (*b*) erkannt werden kann. Die Spitzen dieser unvollständigen Kegel sehen nach hinten. An den ventralen Muskeln ergibt sich insofern ein umgekehrtes Verhalten, als die Kegel (*a'*) oben, die Kegelstücke (*b'*) nach unten gelagert sind. Auf einem senkrechten Querdurchschnitte am Schwanze eines Fisches sieht man daher jederseits zwei an einander stossende Systeme concentrischer Ringe (die durchschnittenen Hohlkegel), und über dem oberen wie unter dem unteren noch kürzere oder längere Bogenlinien (die Durchschnittsbilder der unvollständigen Kegelstücke).

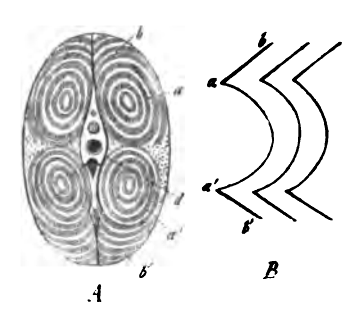


Fig. 276. *A* Durchschnitt der Schwanzmuskeln von Scomber scomber. *a* Obere, *a'* untere Seitenrumpfmuskeln. *b* und *b'* Durchschnitt unvollständiger oberer und unterer Kegelmäntel. *d* Wirbelkörper. *B* Zickzacklinien der oberflächlichen Enden der Ligg. intermuscularia am Schwanze von Scomber. (Nach J. Müller).

Aehnliche Verhältnisse bestehen im Wesentlichen noch für die Seitenmuskeln der Perennibranchiaten wie der Larvenzustände der übrigen Amphibien, so dass dieselbe Zickzacklinie der Ligamenta intermuscularia nur in weniger scharfen Biegungen zu beobachten ist. Bei dem mehr geraden Verlauf der Ligamenta intermuscularia ist die Kegelbildung verloren

gegangen. Bei den ausgebildeten Salamandrinen ist der Bauchtheil des Seitenmuskels am Rumpfe umgewandelt und nur noch am Schwanze zeigt sich zwischen oberer und unterer Hälfte eine symmetrische Bildung; der persistirende Rückentheil dagegen verhält sich ganz fischähnlich durch Ligamenta intermuscularia in einzelne Abschnitte getrennt.

§ 373.

In den Amnioten sind aus dem Bauchtheil der Seitenmuskulatur des Rumpfes andere Muskeln hervorgegangen, dagegen besteht er am Schwanze der Reptilien und Säugethiere unter Modificationen noch fort, und erleidet ähnliche Umwandlungen wie der Rückentheil, der sich gleichmässig auch über den Schwanz erstreckt.

Während bei den Eidechsen eine Trennung des dorsalen Seitenmuskels durch Ligamenta intermuscularia noch erkannt werden kann, hat eine weiter gehende Differenzirung bei den Uebrigen eine Reihe discreter Rückenmuskeln entstehen lassen. Wir treffen diese bei Säugethieren in eine oberflächliche und eine tiefe Partie getrennt. Die erstere umfasst den nur auf den Halstheil beschränkten Splenius, der theils am Schädel, theils an Querfortsätzen vorderer Halswirbel inserirt. Dann gehört jener oberflächlichen Partie noch der Sacrospinalis an, der in eine mediale und laterale Portion zerfällt (Iliocostalis und Longissimus). Beide besitzen gemeinsame vom Kreuzbein und Darmbein entspringende Fleischmassen. Accessorische Ursprünge treten in der ganzen Länge des Muskels bis zum Schädel auf, theils von den Rippen, theils von den Querfortsätzen kommend. Die Insertionen gelangen vom Iliocostalis und vom Longissimus an Rippen, von letzterem auch noch an Querfortsätze. Die tiefe Lage wird vom Transversospinalis gebildet, der aus einem von Querfortsätzen entspringenden, zu Dornfortsätzen gelangenden System von Bündeln dargestellt, und nach verschiedenen Schichten bald mehr bald minder gesondert ist (Semispinalis, Multifidus).

Die zum Hals gelangenden Abschnitte dieser Muskeln zeigen meist eine der Beweglichkeit dieses Theiles entsprechende voluminösere Entfaltung, die sie auch als besondere Muskeln hat beschreiben lassen. Dasselbe gilt von den selbständiger ausgebildeten zum Schädel gelangenden Enden. Die Schädelportion des Longissimus ist der Trachelomastoideus, die des Semispinalis ist der Biventer und Complexus. Endlich gehören zu dieser Gruppe die Musculi spinales und die Interspinales. Den vordersten Spinalis bildet der Rectus capitis post. major; der Rectus capitis p. minor ist der erste Interspinalis.

Kleine, die senkrechten Flossen der Fische bewegende Muskeln werden aus den primitiven Seitenrumpfmuskeln hervorgegangen anzusehen sein.

§ 374.

Als eine aus den Seitenrumpfmuskeln hervorgehende Gruppe müssen die Intercostalmuskeln betrachtet werden. Bei den Fischen ist diese

noch nicht differenzirt, insofern die zwischen den Rippen und ihren Aequivalenten befindlichen Muskeln noch Theile der Seitenmuskeln sind; die Rippen selbst liegen in den Ligamenta intermuscularia. In den höheren Wirbelthierabtheilungen findet eine schärfere Sonderung statt. Am mächtigsten entwickelt sind diese Muskeln bei den Schlangen. Auch die zwischen den mit Wirbeln verschmolzenen Rippenrudimenten oder zwischen Querfortsätzen vorkommenden Muskeln (Intertransversarii) gehören der intercostalen Gruppe an. Ferner gehören hieher die Levatores costarum, sowie die an der Innenfläche der Thoraxwand liegenden Muskeln (Thoracici interni) und die Scaleni. Die Ausbildung aller dieser Muskeln erleidet je nach dem Umfange und der Beweglichkeit der Rippen bedeutende Verschiedenheiten und zu den Hebern können, wie bei den Schlangen, noch besondere Rückzieher hinzukommen.

Dem Systeme der Intercostalmuskeln werden wahrscheinlich auch die breiten Bauchmuskeln beigezählt werden dürfen, welche an den Rippen entbehrenden Stellen der Bauchwand zu finden sind. Sie bestehen aus dem M. obliquus externus, obliquus internus und transversus abdominis. Der Obliquus externus entspricht dem Intercost. ext., der Internus dem Intercost. internus. Die bei manchen Amphibien wie bei den Eidechsen bestehenden Inscriptiones tendineae haben als Reste der primitiven Zwischenmuskelbänder zu gelten. Der Ursprung des Obliq. externus ist meist weit über den Thorax ausgedehnt, und bei Reptilien in mehrere Schichten gesondert.

Auch ein Transversus abdominis besitzt schon bei den Amphibien eine bedeutende Ausdehnung, ebenso unter den Reptilien mit Ausnahme der Schlangen, denen er fehlt. Er erstreckt sich bis vorne in die Brustgegend. Bei den Vögeln reicht er bis zum hinteren Sternalrande, dagegen findet er sich bei Säugethieren in grösserer Ausbreitung vor.

Als ein verhältnissmässig wenigst veränderter Rest der primitiven Muskulatur erscheint der Rectus abdominis, welcher den Längsverlauf seiner Fasern beibehält und in seinen Inscriptiones tendineae wiederum Spuren primitiver Septa besitzt. Er tritt erst von den Amphibien an allgemein vom Brustbein bis zum Becken, jedoch bei geringerer Länge des Sternums continuirlich in den Sternohyoïdeus übergehend (Amphibien).

Bei den Crocodilen ossificiren die queren Sehnenstreifen, und stellen die sogenannten »Bauchrippen« vor. Zu den geraden Bauchmuskeln muss auch der M. pyramidalis gezählt werden, der den Salamandrinen, Crocodilen, Straussen und endlich vielen Säugethieren zukommt. Monotremen und Beutelthiere besitzen ihn in besonderer Ausbildung, so dass er, von einem Rande des Beutelknochens entspringend, nahe bis ans Brustbein reicht, und dabei den Rectus überlagert.

§ 375.

Das bei den Fischen bestehende Kiemenskelet besitzt ein besonderes zwischen den einzelnen Abschnitten sich wiederholendes System von

Muskeln. Da die primären Kieferstücke gleichfalls diesem Skelete angehören, so werden die ihnen zukommenden Muskeln als Differenzirungen des Muskelapparates des Kiemenskelets zu gelten haben. Ein Theil der Muskulatur des letzteren entspringt vom Schädel, ein anderer gehört den einzelnen Bogen an, und noch andere Muskeln besitzen eine quere Anordnung und bedingen eine Annäherung der beiderseitigen Bogen. Von den Kiemenbogen gehen Muskeln zu den Kiemenstrahlen. Bei den Selachiern sehr entwickelt, sind sie bei den Knochenfischen rudimentär, und erscheinen am Zungenbeinbogen in die Muskulatur des Kiemendeckels und der Kiemenhautstrahlen umgewandelt. Den Amphibien kommt während des Larvenzustandes eine ähnliche Muskulatur zu, sie ist zum Theile aus jener der Fische ableitbar, und erhält sich bei den Perennibranchiaten. Mit dem Verschwinden des Kiemengerüstes und der dabei wachsenden Selbständigkeit des Zungenbeins geht ein Theil der Kiemenmuskulatur an dieses über.

Was die Kiefermuskeln betrifft, so ist ein Adductor der beiden Stücke des Kieferbogens bei den Selachiern in ziemlicher Differenzirung in mehrere Theile als die Anlage des Kaumuskelapparates zu erkennen. Mit der Befestigung des Palato-Quadratums oder der an ihm gesonderten Knochen am Cranium erhalten diese Muskeln ihren Angriffspunkt am Unterkiefer. Bei Amphibien und Reptilien hat sich von der Kaumuskelmasse eine innere Portion als Pterygoïdeus gesondert, die selbst wieder in zwei Abtheilungen (Pt. externus und internus) zerfallen kann (Saurier); auch die Scheidung des Temporalis und Masseter ist durch Schichtenbildung angedeutet. Das Herabziehen des Kiefers besorgt in beiden Classen ein Muskel, der einen kurzen aber mächtigen Bauch am Hinterrande des Unterkiefers bildet. Er entspricht dem hinteren Bauche des Digastricus der Säugethiere. Eine Vermehrung der Muskeln zeichnet die Schlangen aus, indem sowohl Adductoren der Unterkieferhälften als besondere, das Quadratbein und einzelne Knochen des Gaumengerüstes bewegende Muskeln bei den Eurystomata in nicht unbedeutender Entwickelung getroffen werden. Aehnliche Muskeln, als Heber der Flügelbeine und des Quadratbeins bestehen auch noch bei den Vögeln und bewirken die Bewegung des Oberkieferapparates. Von den eigentlichen Kiefermuskeln hat der Temporalis die grösste Ausdehnung, und der in den unteren, mit beweglichen Kieferhälften versehenen Abtheilungen vorhandene Adductor wird durch einen quer zwischen den Kieferästen ausgespannten Muskel von anderer Bedeutung vertreten.

Die Kaumuskeln der Säugethiere stimmen in Zahl, Ursprung und Insertion mit der menschlichen Bildung überein und weichen ausser einem allgemein grösseren Volumen nur in jenen Verhältnissen ab, die durch Form der Ursprungs- und Insertionsflächen an den betreffenden Knochen gegeben sind.

§ 376.

Von den paarigen Gliedmassen besitzen die Flossen der Fische sowohl an ihrem Gürtel als an dem freien Abschnitte eine Anzahl von Muskeln, die mit denen der übrigen Wirbelthiere noch keineswegs erfolgreich verglichen werden können. Sie scheiden sich in Muskeln, die zum Gliedmassengürtel treten, und in solche, die der Gliedmasse selbst angehören.

Mit der Umgestaltung der Gliedmassen tritt eine Veränderung bezüglich der Muskulatur ein, und zwar zunächst eine Vereinfachung der Zahl, aber auch eine Vermannichfachung der Leistung in Folge der grösseren Freiheit und Selbständigkeit der Skelettheile.

Als bedeutendste Verschiedenheit gegen die bei den Fischen vorhandenen Einrichtungen ist die bei höheren Wirbelthieren stattfindende Ausbreitung der Muskulatur des Brustgürtels und der Vorderextremität über die dorsale und ventrale Körperfläche hervorzuheben. Die aus den oberen Seitenrumpfmuskeln hervorgegangene Muskulatur wird von zur Gliedmasse gelangenden Muskeln überlagert, die bei den Fischen durch eine vom Kopfe entspringende Muskelpartie vertreten sind. Diese sind weniger bei den Perennibranchiaten, mehr bei den Caducibranchiaten gesondert; und lassen die Muskeln erkennen, welche in den höheren Abtheilungen den Cucullaris mit dem Sterno-Cleidomastoïdeus vorstellen. Sie empfangen Nerven vom Kopfe. Dazu kommen Muskeln, die vielleicht aus der Rumpfmuskulatur hervorgingen, und theils vom Rücken, theils von der Brust her zur Gliedmasse treten.

Die übrigen, den Gliedmassen selbst zukommenden Muskeln leiten sich von den bei Fischen mehr gleichartigen Schichten ab, welche die dorsale und ventrale Fläche des Brustflossenskelets bedecken. Mit der Reduction des letzteren und den Modificationen seiner einzelnen persistirenden Theile kommt auch der Muskulatur eine bedeutende Aenderung zu, und daraus erwächst die der functionellen Mannichfaltigkeit des Werthes der Gliedmassen gleichlaufende Verschiedenheit des anatomischen Verhaltens der Muskulatur in den einzelnen Abtheilungen.

Für die hintere Gliedmasse bestehen zunächst durch die Verhältnisse des Beckengürtels zum Axenskelete die Muskulatur beeinflussende Factoren. Der Mangel eines Zusammenhanges jener Skelettheile lässt bei den Fischen eine grössere Selbständigkeit des Beckengürtels auftreten, die bezüglich der Muskulatur durch die Indifferenz der letzteren compensirt wird. Die innigere Verbindung des Beckengürtels mit dem Axenskelete bei den Amnioten lässt gleichfalls die Beweglichkeit zurücktreten, und damit die Ausbildung einer dieser vorstehenden Muskulatur. Die der Gliedmasse selbst angehörige Muskulatur besitzt theils ihren Ursprung am Beckengürtel, theils am Gliedmassenskelet, und erscheint im Grossen in

ähnliche Gruppen gesondert wie jene der Vordergliedmasse, mit den aus der functionellen Verschiedenheit beider resultirenden Modificationen.

§ 377.

Eine besondere Gruppe bilden die subvertebralen Muskeln. Solche, welche unterhalb der Wirbel und ihrer lateralen Fortsätze, somit am thoracalen Abschnitt innerhalb des Thorax liegen.

Einen vorderen Abschnitt der unteren Muskeln der Wirbelsäule bildet der Musculus longus, der bei Reptilien zuerst erscheint und meist schon innerhalb der Brusthöhle beginnend sich längs der Halswirbelsäule bis zum Schädel erstreckt. Er zerfällt in mehrere, nach ihrer Insertion als Longus colli et capitis unterschiedene Portionen.

Eine andere subvertebrale Muskulatur scheint zur Bildung des Zwerchfells zu führen. Eine solche Einrichtung fehlt den Fischen, und auch bei den Amphibien ist es noch fraglich, ob einzelne die Speiseröhre umgreifende Muskelbündel als Anfänge eines Zwerchfells betrachtet werden dürfen. Unter den Reptilien besitzen Schildkröten einen muskulösen Beleg der die Lungen umschliessenden Peritoneallamelle, theils von Wirbelkörpern, theils von den rippenartigen Querfortsätzen entspringend. Bei den Crocodilen fehlt ein Zwerchfellmuskel, da man in der sehr entwickelten Peritonealmuskulatur schon wegen ihres Ursprungs von der vorderen Beckenwand keine direct hieher beziehbare Bildung wird erkennen dürfen. Andeutungen einer muskulösen Bedeckung der Lungen bestehen bei Vögeln, am meisten bei Apteryx ausgebildet.

Erst bei den Säugethieren erscheint ein ausgebildeter Zwerchfellmuskel als Scheidewand zwischen Bauch- und Brusthöhle. Die schräge Stellung des Muskels bei Reptilien und Vögeln setzt sich damit in eine quere um. Die fleischigen Partieen entspringen theils von Wirbelsäule, theils von Rippen, und gehen in ein Centrum tendineum über, das selten fehlt (Delphine).

Humphry, G. M., Observations in Myology. Cambridge and London 1872. — Fürbringer, M., Vergl. Anat. der Schultermuskeln. Jen. Zeitschr. VII. VIII. Morphol. Jahrb. II. — de Man, Vergl. myolog. u. neurolog. Stud. Leiden 1873. — Vetter, B., Vergl. Anat. der Kiemen- u. Kiefermuskulatur der Fische. Jen. Zeitschr. VIII.

Elektrische Organe.

§ 378.

Eigenthümliche, nur einer kleinen Anzahl von Fischen zukommende Apparate stellen die sogenannten elektrischen Organe vor, die in anatomischer Hinsicht durch die in ihnen stattfindende Endigung mächtiger Nervenmassen, in physiologischer aber durch die Entwickelung von Elektricität wichtig geworden sind. Die Nerven bieten in ihren Endapparaten

mit jenen der motorischen Nerven in den Muskelfasern übereinkommende Verhältnisse, und auch aus der Genese dieser Organe ergibt sich manches, was auf ihre Abstammung aus umgewandelten Muskeln hindeutet. Es besteht deshalb zureichender Grund, diese Organe dem Muskelsysteme anzureihen, wenn uns auch ihr früherer Zustand, in welchem sie wahrscheinlich Muskeln vorstellten, noch unbekannt ist.

Die mit diesen Organen ausgestatteten Fische gehören zu den Gattungen Torpedo und Narcine unter den Rochen, Gymnotus unter den Aalen, Malapterurus unter den Welsen; auch Mormyrus besitzt ähnliche Organe. Ein pseudo-elektrischer Apparat ist bei Raja vorhanden.

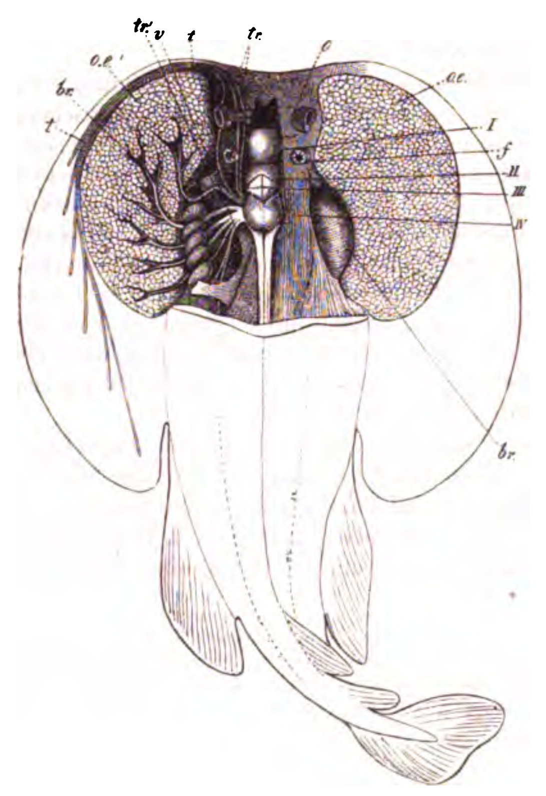


Fig. 277. Ein Zitterrochen (Torpedo) mit dem präparirten elektrischen Organe. Rechterseits ist das Organ (*oe*) blos an der Oberfläche frei gelegt. Auf der linken Seite sind die zum elektrischen Organe tretenden Nervenstämme präparirt, und eine Strecke weit ins Organ verfolgt. Die geöffnete Schädelhöhle zeigt das Gehirn: *I* Vorderhirn, *II* Zwischenhirn, *III* Mittelhirn, *IV* Lobus electricus. *v* Nervus vagus. *tr* Nervus trigeminus. *tr'* Elektrischer Ast desselben. *o* Augen. *f* Spritzloch. *t* Gallertröhren der Haut. *br* Kiemen, rechts sämmtliche Kiemensäcke mit einer gemeinsamen Muskelschicht bedeckt, links die einzelnen Kiemensäcke.

Obwohl in Lage wie in dem gröberen anatomischen Verhalten in den einzelnen Gattungen sehr von einander abweichend, kommen die erwähnten Organe darin überein, dass sie aus verschiedenartig gestalteten, durch Bindegewebe abgegrenzten und mit einer gallertartigen Substanz gefüllten »Kästchen« zusammengesetzt erscheinen. Zu der einen Fläche dieser »Kästchen« treten die Nerven heran, um feine Netze zu bilden, aus denen schliesslich eine die Nervenendigungen darstellende »elektrische Platte« hervorgeht.

Das Verhalten derselben zum gesammten Apparate, sowie die Beziehungen zu den Nerven ergibt sich in Folgendem für den Zitterrochen (Torpedo). Das elektrische Organ (*oe*) liegt hier zwischen dem Kopfe, den Kiemensäcken (Fig. 277. *br*) und dem Propterygium der Brustflosse, die ganze Dicke des Körpers

durchsetzend und von einer sehnigen Membran umhüllt, welche oben wie unten vom Integumente überzogen wird. Jedes Organ setzt sich aus zahlreichen, parallel stehenden Prismen zusammen, die ihrerseits wiederum aus einer Reihe aufeinander geschichteter Elemente, den oben erwähnten Kästchen, bestehen. Letztere sind durch Bindegewebe inniger unter einander vereinigt; alle empfangen die in die Prismen eindringenden Nerven von unten her, und die freien Flächen der elektrischen Platten sind dorsal gerichtet. Zum Organe treten fünf starke Nervenstämme, Rami electrici, welche verschiedenen Kopfnerven, vorzüglich dem Vagusbezirke angehören, und zwischen den Prismen sich vertheilen.

Bei den übrigen elektrischen Fischen besitzen die bezüglichen Organe zwar einen mit dem Geschilderten bezüglich der feineren Verhältnisse übereinstimmenden Bau, allein in der Oertlichkeit ihres Vorkommens, auch im Verhalten der »Kästchen« ergeben sich Verschiedenheiten. So liegen beim Zitteraal die Organe am Schwanztheile des Körpers dicht unter der äusseren Haut. Beim Zitterwels ist das Organ unter dem Integumente über die Oberfläche des Körpers verbreitet, und bei den Mormyren finden wir wieder den Schwanz damit ausgestattet. Entsprechend verschieden verhalten sich auch die Nerven, woraus man schliessen darf, dass die genannten Organe trotz ihrer histiologischen und physiologischen Uebereinstimmung morphologisch verschieden sind.

Schultze, M., Zur Kenntniss d. elektr. Org. d. Fische. Abh. d. Naturforsch. Gesellsch. Halle 1858.

Nervensystem.

§ 379.

Die Centralorgane des Nervensystems lagern über der Axe des Rückgrates, in dem von dem oberen Bogensystem des Axenskelets umschlossenen Canale. Sie bestehen aus symmetrisch angeordneten Nervenmassen, die nur bei den Acrania in der ganzen Länge ein mehr gleichartiges Verhalten darbieten, während sie bei den Cranioten in zwei grössere Abschnitte, das Gehirn und das Rückenmark, gesondert sind. Wenn auch in letzterem einige Aehnlichkeit mit der bei wirbellosen gegliederten Thieren bestehenden Ganglienkette nicht zu verkennen ist, so kann doch das Rückenmark von dieser keineswegs abgeleitet werden; vielmehr ist das centrale Nervensystem der Wirbelthiere als eine in hohem Maasse weiter entfaltete Ausbildung der oberen oder Cerebralganglien wirbelloser Thiere anzusehen. Die erste Anlage erfolgt aus einer Differenzirung des Ectoderm. Während die daraus entstehende »Medullarplatte« bei den Wirbellosen sich nicht in der ganzen Länge der Körperanlage ausdehnt, oder wenn auch anfänglich von solcher Länge, doch mit dem weiter wachsenden Körper nicht mehr gleichen Schritt hält (Ascidien), so findet ihre Ausdehnung bei der Wirbelthieranlage in einer deren Längewachsthum adäquaten Weise statt, und

bedingt damit für das Centralnervensystem eine der Gesammtlänge des Körpers entsprechende Ausdehnung.

Aus der Medularplatte geht mit Erhebung ihrer in das benachbarte Ectoderm (Hornblatt) (Fig. 278. *h*) sich fortsetzenden Ränder (*w*) eine Rinne hervor, die allmählich zu einem Rohre sich abschliesst. Dieses rückt von der Oberfläche allmählich in die Tiefe, indem nicht nur das Hornblatt, sondern auch aus dem Mesoderm gesonderte Theile darüber wachsen. Das so gebildete Medullarrohr bleibt bei Amphioxus als ein gleichartiger Strang bestehen, an dem der vorderste Abschnitt eine Erweiterung seines Centralcanals besitzt. Bei den Cranioten dagegen treten noch vor vollständigem Schlusse des Rohres am vordersten Abschnitte Ausbuchtungen (Fig. 279. *a*) auf, welche die Anlage des Gehirnes abgeben, indess der übrige Theil des Medullarrohrs unter gleichartiger Differenzirung als Anlage des Rückenmarks erscheint.

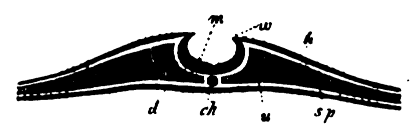


Fig. 278. Schematischer Querschnitt durch die Embryonalanlage des Hühnchens (Ende des ersten Brüttages). *ch* Chorda. *u* Urwirbel. *sp* Seitenplatten. *m* Medullarrinne. *w* u. *h* Hornblatt. *d* Darmdrüsenblatt. (Nach REMAK.)



Fig. 279. Embryonalanlage des Hundes, vom Rücken her gesehen, mit der Anlage des centralen Nervensystems, von welchem die Medullarplatte (*b*) eine nach oben offene Rinne bildet. *a* Die Anlagen der drei primitiven Hirnblasen. *a'* Sinus rhomboidalis der Lendengegend. *c* Seitenplatten, die Leibesanlage abgrenzend. *d* Aeusseres und mittleres Keimblatt. *f* Darmdrüsenblatt. (Nach BISCHOFF.)

Ausser der für die Vergleichung überaus wichtigen Lage hat die Anlage des Nervencentrum der Vertebraten mit jenem mancher Evertebraten noch gewisse Beziehungen zu höheren Sinnesorganen (vorzüglich zum Sehorgan) gemein, und hier sind es vor Allem die Tunicaten, die nähere Anschlüsse darbieten. Wie bei diesen schliesst sich auch bei Vertebraten das Medullarrohr nicht gleichmässig, sondern es bleibt am cerebralen Abschnitte einige Zeit eine Communication nach aussen bestehen. Bei der Vergleichung mit dem Nervensystem der Tunicaten ist der aus dem eigentlichen Centralorgane bei Ascidienlarven und Appendicularien (§ 417) dorsal sich fortsetzende und auf den Schwanz übergehende Strang von Bedeutung, der, durch ganglionäre Einlagerungen ausgezeichnet, den Weg anzudeuten scheint, auf welchem der hintere Abschnitt des Centralnervensystems der Vertebraten sich phylogenetisch ausbildete, und allmählich zum Rückenmarke ward. Da dort zwischen dem eigentlichen Centralorgane und jenem Strange jedenfalls so weit eine Differenz besteht, dass letzterer nicht die gleichartige Fortsetzung des ersteren, nicht einen blos durch seine Lage verschiedenen Abschnitt desselben vorstellt, muss ange-

kommen werden, dass das Gehirn, oder bei Amphioxus der vorderste Abschnitt des Medullarstranges, den primitiveren Theil des Nervencentrums vorstellt, wie er denn auch der in der Anlage zuerst erscheinende ist. Die Gleichartigkeit der Rückenmarksanlage mit jener des Gehirns wäre dann ein erst von den Vertebraten erworbener Zustand, welcher phylogenetisch einen von dem primären Nervencentrum sich fortsetzenden Strang, den wir heute noch bei Tunicaten wahrnehmen, zum Ausgange hat. Nach dieser Auffassungsweise würde das gesammte Medullarrohr phylogenetisch nicht aus einer einfachen Ausdehnung eines kürzeren Nervencentrums in die Länge, sondern aus der allmählichen Ausbildung eines anfänglich nur einen peripherischen Apparat vorstellenden Nervenstranges hervorgegangen sein. Die Verschiedenartigkeit des Verhaltens von Gehirn (exclusive Medulla oblongata) einerseits und Rückenmark andererseits bezüglich der Vertheilung von grauer und weisser Substanz kann zur ferneren Begründung dieser Deutung dienen, für die übrigens auch noch andere Thatsachen sprechen.

A. Centralorgane des Nervensystems.

a. Gehirn.

§ 380.

Aus der Anlage des Gehirnes entstehen anfänglich drei (Fig. 280. *a*) auf einander folgende blasenförmige Abschnitte, deren Binnenräume unter sich zusammenhängen. Der letzte davon setzt sich in das ihm folgende Medullarrohr ohne scharfe Grenze fort. Diese primitiven Gehirnblasen lassen neue Abschnitte hervorgehen, so dass man bald deren fünf unterscheidet. Den ersten bezeichnet man als **Vorderhirn** (Fig. 280. *a*), der darauf folgende stellt das **Zwischenhirn** (*b*) dar; eine dritte Erweiterung bildet das **Mittelhirn** (*B. Cc*), auf welches das **Hinterhirn** (*d*), sowie das unmittelbar ins Rückenmark übergehende und mit dem Hinterhirn zusammengehörige **Nachhirn** (*e*) folgen. Das Hinterhirn erscheint als der vorderste Theil des Daches des Nachhirnes, so dass er keineswegs die Selbständigkeit der übrigen Hirnblasen theilt. Anfänglich in dieser Reihe hintereinander gelagert, erstrecken sich die Blasen in der Fortsetzung der Längsaxe des Rückenmarks, um jedoch sehr bald gegen letzteres in Winkelstellung zu treten. Diese wird durch ungleiche Wachs-



Fig. 280. Senkrechte Medianschnitte durch Wirbelthierhirne. *A* Von einem jungen Selachier (Heptanchus). *B* Vom Embryo der Natter. *C* Von einem Ziegen-Embryo. *a* Vorderhirn. *b* Zwischenhirn. *c* Mittelhirn (in *A* zu *d* gehörig). *d* Hinterhirn. *e* Nachhirn. *s* Primitiver Hirnschlitz. *h* Hypophysis.

thumserscheinungen am oberen und am unteren Abschnitte bedingt, indem die oberen Theile bedeutender an Volum zunehmen. Minder voluminös sich entwickelnde Partieen werden durch Ausdehnung einzelner Strecken der oberen Theile bedeckt. Zwischen Vorder- und Zwischenhirn bildet sich unter Verdünnung der Wand eine spaltähnliche Stelle, an welcher von den Umhüllungen des Gehirns ein Fortsatz ins Innere sich erstreckt. Sie ist keine eigentliche Lücke, sondern wird nur durch eine allmähliche Verdünnung der Wandung dieses Abschnittes dargestellt. Aus einem Theile dieses Daches entwickelt sich die Epiphysis (Glandula pinealis).

Der untere Abschnitt des Zwischenhirns stellt den Boden der zweiten Hirnblase dar und bildet eine allen Cranioten gemeinsame als Trichter bezeichnete Ausbuchtung. Gegen sie wächst von der Unterseite des Kopfes her eine Einsenkung des Ectoderms, welche, später sich abschnürend, einen Theil des dem Trichter angefügten Hirnanhangs (Hypophysis) vorstellt. Die bis gegen den Eingang in die Mundhöhle rückende Stelle der Hypophysis-Einsenkung lässt in der ganzen Bildung ein dem Nervensystem ursprünglich fremdes Organ erscheinen, über dessen Bedeutung für jetzt nur Vermuthungen bestehen können.

Aehnlich wie zwischen Vorder- und Hinterhirn tritt auch am Dache des Nachhirnes eine Verdünnung der oberen Wandung auf, so dass hier nur noch die äusserste gefässreiche Schichte des Nervencentrums, die Pia mater, als Decke sich erhält. Der dadurch überdeckte ansehnliche Binnenraum bildet die Rautengrube.

Wie die Räume der Gehirnblasen unter einander communiciren, so stehen sie auch später als Hirnkammern oder Ventrikel der aus den Hirnblasen hervorgegangenen Abschnitte mit einander in Zusammenhang.

Das Gehirn der Cyclostomen bietet die einfachste Form dar, und unter diesen nehmen die Myxinoïden die niederste Stufe ein, indem die einzelnen Abschnitte ziemlich gleichartig sich darstellen.

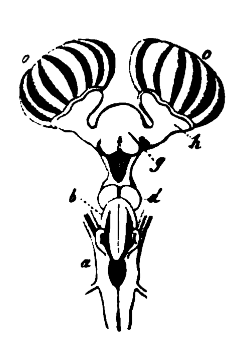


Fig. 281. Gehirn eines Hai (Scyllium catulus). *h* Lobi olfactorii. *g* Vorderhirn. *d* Zwischen- und Mittelhirn. *b* Hinterhirn. *a* Nachhirn. *o* Nasenkapseln. (Nach BUSCH.)

Ein vom Vorderhirn aus gebildeter, die Riechnerven entsendender Abschnitt (Bulbus oder Lobus olfactorius) erscheint meist als ansehnlicher, bei den Selachiern durch einen verschieden langen Tractus olfactorius mit dem Gehirne verbundener Lappen (Fig. 281. *h*). Der Binnenraum des Vorderhirns setzt sich in sie fort. Auch Verschmelzungen mit dem Vorderhirn kommen vor. Das Vorderhirn selbst bietet bei den Selachiern (*g*) eine die übrigen Abschnitte übertreffende Volumsentfaltung und zeigt Spuren einer Theilung in zwei, vier, und mehr paarige Abschnitte. Auch bei Ganoïden (Fig. 282. *g*) wird es ansehnlich getroffen, indess es bei vielen Teleostiern gegen andere Hirntheile an Volum bedeutend zurücktritt.

Das Zwischenhirn ist bei den Selachiern (Fig. 281 *d*) deutlich vom Mittelhirn getrennt, bei vielen Teleostiern mit diesem enge verbunden. Der vordere Theil seines Daches trägt die oben erwähnte Spalte, und dieser Abschnitt ist nicht selten zu einer ansehnlich in die Länge gezogenen Strecke ausgebildet, die wie eine Längscommissur zum Vorderhirn verläuft. (Manche Haie und Ganoïden.) Der Rest des ursprünglichen, den hinteren Theil der Spalte abschliessenden Daches ist zuweilen sehr ansehnlich und in zwei Hemisphären getheilt, so bei Selachiern und vielen Teleostiern. Der das Infundibulum umfassende Boden dieses Abschnittes bildet an der Hirnbasis Lobi inferiores, bei den Cyclostomen einfach und auch bei den Selachiern nur Andeutungen einer Trennung zeigend. Erst bei Teleostiern sind sie bedeutender entfaltet. Das folgende Mittelhirn erscheint unansehnlich bei den Myxinoïden, mehr bei Petromyzon entwickelt. Bei den Selachiern soll es mit dem Zwischenhirn vereinigt sein, während man einen ihm wenigstens durch die Lagebeziehungen entsprechenden Theil als Cerebellum deutet. Dieses erlangt hier eine voluminöse Entfaltung, so dass es die vor oder hinter ihm liegenden Hirntheile deckt (Fig. 281 *b*). Eine verhältnissmässig bedeutende Grösse erreicht dieser Gehirntheil bei den Teleostiern, bei denen er zuweilen als eine nach vorne oder in die Höhe gerichtete Protuberanz erscheint. Der hinter dem Mittelhirn liegende übrige Theil des Gehirns muss als Ganzes betrachtet werden. **Als Ursprungsstätte der meisten Hirnnerven kommt ihm eine besondere Wichtigkeit zu.** Sein Dach ist ungleichartig ausgebildet. Am hinteren grösseren Abschnitte bildet es sich nämlich frühzeitig zurück, so dass der nach vorne zu erweiterte Binnenraum (Sinus rhomboïdalis) nur membranös geschlossen wird. Der Rand der Rautengrube erscheint bei Selachiern und Chimären nach vorne zu stark gewulstet (Lobi nervi trigemini). Bei Ganoïden und Teleostiern ist er einfacher. Bei allen aber tritt er median in eine quere Lamelle über (Fig. 282 *b. c*), welche die Rautengrube von vorne her deckt und bei stark voluminösem Mittelhirn von diesem überragt wird. Diese Querlamelle scheint dem Cerebellum der höheren Wirbelthiere zu entsprechen, indess Boden und seitliche Theile der Rautengrube durch das Nachhirn (**Medulla oblongata**) gebildet sind. Von den Selachiern zu den Teleostiern ist eine Abnahme des Volums der

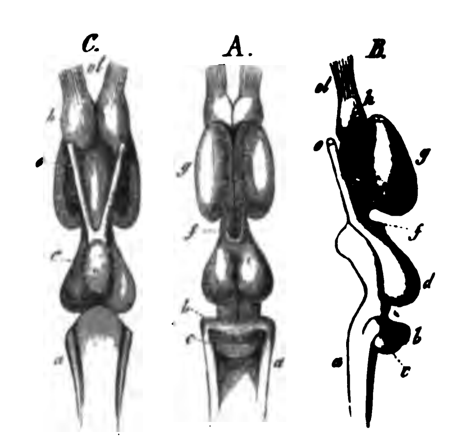


Fig. 282. Gehirn von **Polypterus bichir**. *A* Von oben. *B* Seitlich. *C* Von unten. *h* Lobi olfactorii. *g* Vorderhirn. *f* Zwischenhirn. *d* Mittelhirn. *bc* Hinterhirn. *a* Nachhirn (Medulla oblongata). *ol* N. olfactorius. *o* N. opticus. (Nach J. MÜLLER.)

Medulla oblongata bemerkbar, die bei vielen Haien den längsten Abschnitt des Gehirns vorstellt. Sie entspricht damit einem primitiven Zustande, in welchem sie mit dem Mittelhirn der bedeutendste Theil des gesammten Gehirnes ist.

Bei beträchtlicherer Entfaltung geben sich in den Seitentheil der Rautengrube einragende Anschwellungen kund, die in einer Reihe gelagert den Ursprungsstellen der Vaguswurzeln entsprechen (Lobi nervi vagi). Aehnliche, aber über die verengerte Rautengrube zusammenschliessende Differenzirungen sind die Lobi electrici der Torpedines. (Vergl. Fig. 277 *iv.*)

§ 381.

Das Gehirn der Amphibien schliesst sich in vielen Punkten jenem der Fische an. Das Vorderhirn (Fig. 283 *b*) erscheint in zwei Hemisphären getheilt und zeigt Andeutungen einer Ausdehnung nach hinten. Der von ihm umschlossene Raum trennt sich nach beiden Hälften in die Seitenventrikel, die sich nach vorne in die Lobi olfactorii (*a*) fortsetzen. Letztere erscheinen anfänglich an der Seite des Vorderhirns (*b*) und sind diesem unmittelbar angefügt, können aber auch mit dem Vorderhirn sowie unter sich unmittelbar verschmolzen sein. Von ihrer unteren Fläche, schon weit hinten gegen das Vorderhirn beginnt der Olfactorius abzutreten. Das Zwischenhirn differenzirt sich während des Larvenzustandes aus einem mit dem Mittelhirn gemeinsamen Abschnitte. Vor ihm findet sich der Hirnschlitz, welcher in verschiedenem Grade sich aufs Zwischenhirn fortsetzt und die Epiphysis trägt. Er führt nach vorne in die von den beiden Hemisphären des Vorderhirns umschlossenen Seitenventrikel. Die Unterfläche dieses Abschnittes trägt eine den Lobi inferiores entsprechende Erhabenheit.

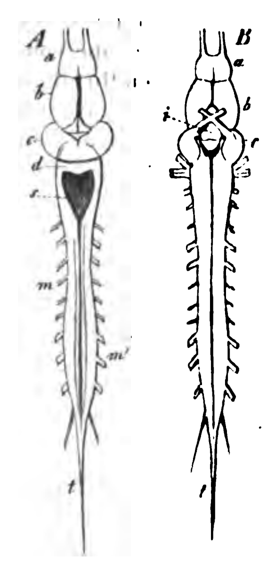


Fig. 283. Gehirn und Rückenmark des Frosches. *A* Von oben. *B* Von unten. *a* Lobi olfactorii. *b* Vorderhirn. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *e* Nachhirn. *i* Infundibulum. *s* Rautengrube. *m* Rückenmark. *t* Filum terminale desselben.

Das Mittelhirn bleibt bei den Urodelen auf einer von den Anuren durchlaufenen Stufe, und erlangt erst bei den letzteren ein beträchtlicheres Volum und eine Theilung in zwei Hälften (*c*). Das Hinterhirn hält sich dagegen in seiner primitiven Form als eine über die Rautengrube sich brückende Lamelle (*d*).

Am Gehirne der Reptilien tritt die bereits bei den Fischen vorhandene, durch bedeutendere Entwickelung der oberen Theile bedingte Beugung in der Region des Zwischen- und Mittelhirns stärker hervor und bewirkt eine Lageveränderung, die sich in die höheren Abtheilungen fort-

setzt. (Vergl. die Durchschnitte in Fig. 280.) Das Vorderhirn bietet sich in ansehnlicher Entwickelung in Gestalt von zwei das Zwischenhirn deckenden Hemisphären dar, die ihre grösste Breite am hinteren Abschnitte besitzen. Ihnen unmittelbar angeschlossen finden sich die Lobi olfactorii.

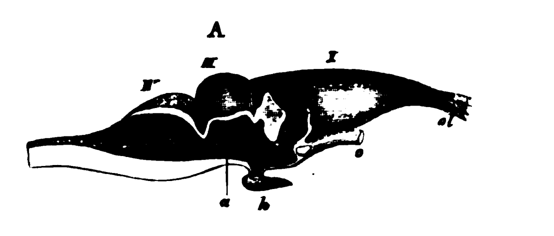
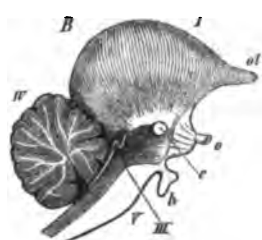



Fig. 284. *A* Gehirn einer Schildkröte (nach BOJANUS). *B* eines Vogels. Senkrechte Medianschnitte. *I* Vorderhirn. *III* Mittelhirn. *IV* Hinterhirn. *V* Nachhirn. *ol* Olfactorius. *o* Opticus. *h* Hypophysis. *a* (in *A*) Verbindung beider Hemisphären des Mittelhirns. *c* Commissura anterior.

Bedeutend gross sind die Seitenventrikel, die am Hirnschlitze mit dem zwischen den Hälften des Zwischenhirns gelagerten dritten Ventrikel communiciren, der ein ansehnliches Infundibulum besitzt. Eine Furche theilt das Mittelhirn in zwei zuweilen sehr stark vortretende Hemisphären. Das Hinterhirn zeigt bedeutendere Verschiedenheiten; bei Schlangen und Eidechsen bleibt es als schmale aber senkrecht erhobene Lamelle auf niederer Stufe; bei Schildkröten (Fig. 284 *A*, *IV*) und Crocodilen ist es breiter geworden und bei den letzteren ist ein medianer Abschnitt durch bedeutendere Grösse ausgezeichnet.

Dieser Zustand verknüpft die Reptilien mit den Vögeln, die durch ein Ueberwiegen des Vorderhirns sich auszeichnen, dessen Hemisphären häufig sehr in die Breite entwickelt sind. Sie stehen durch eine schmale vordere Commissur in Zusammenhang (Fig. 284 *B*. *c*), und umschliessen eine von der seitlichen Wand her einragende Ganglienmasse, welche die primitive Höhle in einen engen, von dem dünnwandigen Hemisphären-Dache bedeckten Raum verwandelt, und den grössten Theil des Vorderhirns darstellt. Sie sind bereits bei den Amphibien nachweisbar und bei den Reptilien sogar sehr ansehnlich (Fig. 286 *A*. *st*). Das kleine, von den Hemisphären des Vorderhirns völlig bedeckte Zwischenhirn ist an seinem Dache gespalten. Das beim Embryo sehr grosse Mittelhirn ist in zwei zur Seite gedrängte Hälften getheilt (Fig. 285 *c*), in welche sich der gemeinschaftliche Binnenraum fortsetzt.

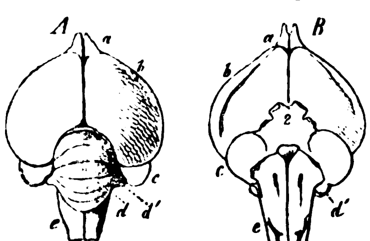


Fig. 285. Gehirn des Haushuhns. *A* Von oben. *B* Von unten. *a* Bulbi olfactorii. *b* Hemisphären des Vorderhirns. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *d'* Seitentheile desselben. *e* Nachhirn. (Nach C. G. CARUS.)

Am Cerebellum bietet der ansehnliche mittlere Abschnitt quere Lamellen und deckt durch sein Volum fast das ganze Nachhirn.

§ 382.

Das Gehirn der Säugethiere bietet nur in seinen frühesten Zuständen unmittelbare Anknüpfungen an niedere Formen (vergl. Fig. 280), indem es sich durch eigenthümliche Differenzirungen vom Vogel- und Reptiliengehirne weiter entfernt. Die umfassendsten Veränderungen zeigt das

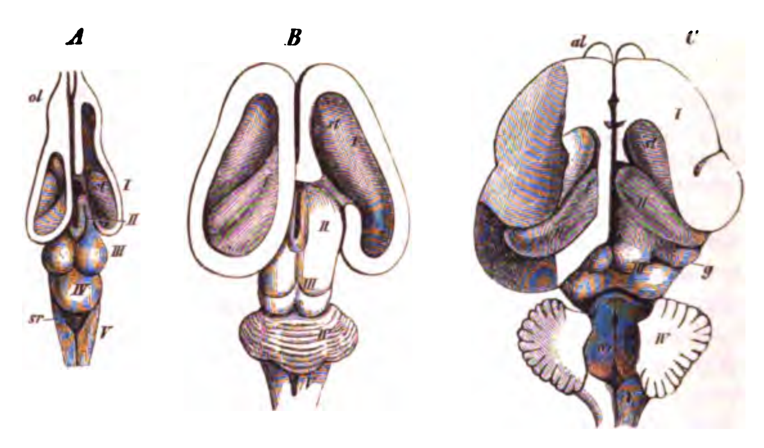


Fig. 286. Differenzirung des Vorderhirns. *A* Gehirn einer Schildkröte. *B* eines Rinderfötus. *C* einer Katze. In *A* und *B* ist linkerseits das Dach der Vorderhirnhöhle abgetragen, rechterseits auch noch der Fornix entfernt. In *C* ist rechterseits der ganze seitliche und hintere Abschnitt des Vorderhirns abgetragen, und auch linkerseits soweit, um die Krümmung des Ammonshorns nach abwärts darzustellen. In allen Figuren bezeichnet *I* Vorderhirn, *II* Zwischenhirn, *III* Mittelhirn, *IV* Hinterhirn, *V* Nachhirn. *ol* Bulbus olfactorius (in *A* in Communication mit der Vorderhirnhöhle dargestellt). *st* Corpus striatum. *f* Fornix. *h* Pes hippocampi major. *s r* Sinus rhomboïdalis. *g* Kniehöcker.

Vorderhirn, mit dessen Unterfläche die in der Regel hohl bleibenden Lobi olfactorii zusammenhängen, und je nach der Ausbildung der Vorderlappen minder oder mehr von diesen bedeckt werden. Beide Hemisphären des Vorderhirns sind immer durch einen auch vorne tiefgehenden Einschnitt getrennt. Ihre Verbindung geschieht anfänglich durch eine vor dem primitiven Hirnschlitze gelagerte Commissur, und durch jene Oeffnung gelangt man in die Räume des Vorderhirns, die Seitenventrikel. Mit der ferneren Ausbildung entfalten sich die hinteren Theile der Hemisphären, die anfänglich wenig bedeutende Spalte wird in die Breite gezogen, und verschwindet dabei von der Oberfläche, indem die hintere Wand der nach hinten und seitlich ausgedehnten Seitenventrikel sie vollständig deckt. Damit steht eine Differenzirung der primitiven Commissur zu einem Commissurensysteme in Zusammenhang, wobei Monotremen und Marsupialia den niedersten Zustand repräsentiren. Die primitive Commissur differenzirt sich zunächst in einen unteren und einen oberen Ab-

schnitt; ersterer stellt die Commissura anterior vor, letzterer bildet eine schmale über den Vorderrand des Zwischenhirns sich lagernde Brücke, unter welcher jederseits der Eingang zum nach hinten und unten ausgedehnten Seitenventrikel liegt. Im vorderen Raume der letzteren springt das Corpus striatum wulstartig vor (Fig. 286 *B C st*), und in dem hinteren Raume findet sich ein mit dem oberen Theile des Commissurensystems in Zusammenhang stehender gewulsteter Vorsprung, welcher den Rand der immer mehr über das Zwischenhirn sich lagernden Spalte von hinten umgrenzt (Ammonshorn oder Pes hippocampi major) (*C, h*).

Eine Umbildung der oberen Commissur ergibt zwei differente aber zusammenhängende Gebilde. Das eine umzieht mit seinem seitlichen Rande den Eingang in die Seitenventrikel von oben her, um seitlich und abwärts in einen Streif überzugehen, der dem Hippocampus major sich anlagert. Dieses Gewölbe (Fornix) (*B C f*) beginnt vorne mit aufsteigenden Schenkeln (Säulen), legt sich etwas verbreitert über das Zwischenhirn weg, und setzt sich in die hinteren absteigenden Schenkel fort. Es steht oben im Zusammenhang mit einem anfänglich mit dem Fornix verbundenen Theile des Commissurensystems, dem Balken, der sich vorne von ihm abhebt. Die Ausdehnung dieser Commissuren nach hinten zu hängt von der Entwickelung der Hemisphären des Vorderhirns ab, welche bei Nagethieren, Edentaten, Insectivoren noch wenig entfaltet sind. In dem Grade ihrer Volumsentfaltung nimmt die Commissura anterior an Umfang ab. Bei Monotremen und Didelphen sehr beträchtlich, wird sie zu einem dünnen vor den Säulen des Fornix lagernden Strange. Nach Maassgabe ihrer Ausdehnung nach hinten überlagern die Vorderhirn-Hemisphären die folgenden Abschnitte.

Bezüglich der Oberfläche des Vorderhirns bieten viele Säugethiere durch die glatte Beschaffenheit der Hemisphären einfache, dem embryonalen Verhalten entsprechende Zustände, die sich durch Windungen und Furchen compliciren. Die Windungen treten in regelmässiger Weise und in symmetrischer Anordnung auf, um erst bei reicherer Entfaltung eine Asymmetrie einzugehen, wie sie z. B. beim Menschen sich darstellt. Aber selbst da lassen sich die Windungen in Gruppen sondern, deren Grenzen von den zuerst auftretenden und bei anderen Säugethieren allein persistirenden Furchen vorgestellt sind. Für diese Windungen bestehen nur in den ersten Zuständen einige gemeinsame Verhältnisse. Mit ihrer Complication erscheinen für die einzelnen Abtheilungen der Säugethiere selbständige Befunde, die dem Grade näherer oder entfernterer Verwandtschaft Ausdruck geben.

Das Zwischenhirn scheidet sich in zwei unmittelbar hinter den Streifenkörpern der Seitenventrikel des Vorderhirns liegende Massen: die Sehhügel (Thalami optici). Am Hinterende der sie trennenden Spalte lagert die Epiphysis. Die Höhle dieses Abschnittes reducirt sich auf einen zwischen beiden Sehhügeln liegenden schmalen Raum, dessen Fortsetzung abwärts in das vom Tuber cinereum getragene Infundibulum führt.

Das eine Zeit lang den grössten Abschnitt des Gehirnes vorstellende Mittelhirn (vergl. Fig. 280 *C c*) lässt seinen primitiven Binnenraum allmählich in einen engen Canal (Aquaeductus Sylvii) verwandeln, der den dritten Ventrikel mit dem vierten verbindet. Die Oberfläche ist durch eine seichte Längs- und Querfurche in vier Hügel (Fig. 286 *B C III*) geschieden, daher als Corpus bigeminum, Vierhügel, bezeichnet. Sehr schwach ist diese Scheidung bei den Monotremen.

Am Hinterhirn (Cerebellum) bleibt das mit Fischen und Amphibien übereinstimmende Verhalten nur während früher Embryonalperiode. Die einfache Lamelle entwickelt sich zu einem ansehnlichen Gebilde, an welchem, wie bei Crocodilen und Vögeln, der mittlere Abschnitt zuerst sich differenzirt. Doch stellt derselbe bei den Beutelthieren längere Zeit eine dünne Quercommissur vor, indess die seitlichen Theile schon voluminöser gestaltet erscheinen. An beiderlei Theilen entstehen quere, in verschiedene Gruppen geordnete Lamellen. Der mittlere Abschnitt bleibt überwiegend bei den Monotremen, ansehnlich auch noch bei Beutelthieren, Edentaten, Chiropteren. Erst bei den Carnivoren und Ungulaten treten die Seitentheile als »Hemisphären des Cerebellum« voluminöser auf, und bei den meisten Primaten präponderiren sie derart, dass das mittlere Stück, als »Wurm« bezeichnet, dagegen zurücktritt.

Durch die Ausdehnung des Vorderhirns werden die übrigen Abschnitte des Gehirns allmählich überdeckt. Bei manchen Beutelthieren, auch bei Nagern (vergl. Fig. 287 *A*) und Insectivoren ist dies noch nicht für die Vierhügel eingetreten, und selbst bei den meisten übrigen Säugethieren bleibt das Hinterhirn ganz oder doch grossentheils frei, indess bei Primaten auch dieser Abschnitt völlig unter die Hinterlappen der Hemisphären des Vorderhirns tritt, worin die anthropoïden Affen sich dem Menschen am nächsten stellen. Mit der Ausbildung der Hemisphären des Hinterhirns entsteht an der unteren Fläche des primitiven Nachhirns eine Quercommissur, die Varolsbrücke, welche den vorderen Abschnitt des Nachhirns als mit dem Cerebellum inniger verbunden

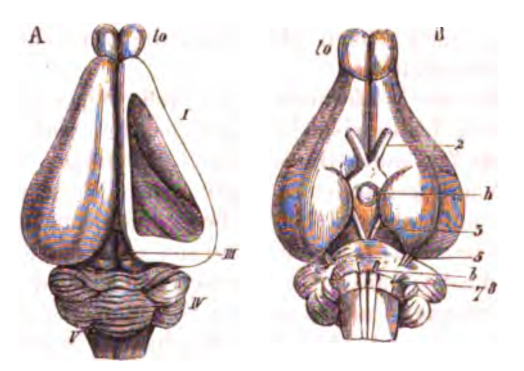


Fig. 287. Gehirn des Kaninchens. *A* Von oben. *B* Von unten. *lo* Lobi olfactorii. *I* Vorderhirn. *III* Mittelhirn. *IV* Hinterhirn. *V* Nachhirn. *h* Hypophysis. 2 Opticus. 3 Oculomotorius. 5 Trigeminus. 6 Abducens. 7. 8 Facialis und Acusticus. In *A* ist das Dach der rechten Hemisphäre abgetragen, so dass man in den Seitenventrikel blickt, und dort vorne den Streifenkörper, dahinter den Fornix mit dem Anfang des Pes hippocampi major wahrnimmt.

erscheinen lässt. Diese Brücke ist wenig bei Monotremen und Marsupialien, am meisten bei den höheren Primaten entwickelt.

MIHALKOVICS, V. v., Entwickelungsgesch. des Gehirns. Leipzig 1877.

b) Rückenmark.

§ 383.

Das aus der Medulla oblongata continuirlich sich fortsetzende Rückenmark entsteht durch Entwickelung der seitlichen Hälften der Wand des primitiven Medullarrohrs. In dem Maasse als die lateralen Theile ihr Volum entfalten, bildet sich eine vordere Längsspalte aus. Der primitive Hohlraum des Rohrs wird zum Centralcanal.

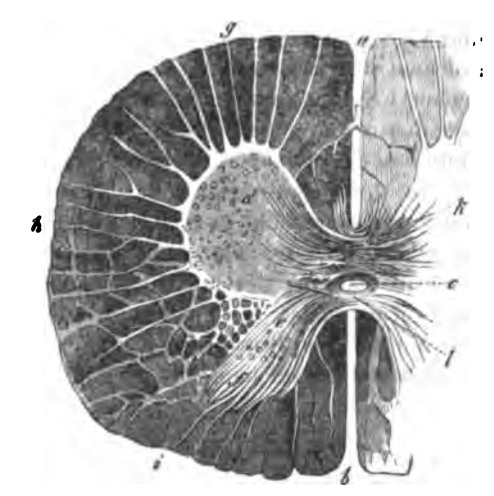


Fig. 288. Querschnitt des Rückenmarks eines Kalbes. *a* Vordere, *b* hintere Längsspalte. *c* Centralcanal. *d* Vordere, *e* hintere Hörner. *f* Substantia gelatinosa. *g* Vorderstrang der weissen Substanz. *h* Seitenstrang. *i* Hinterstrang. *k* Quercommissuren.

Die centralen Apparate des Rückenmarks nehmen die inneren Theile ein, und bilden eine graue Markmasse, welche auf dem Querschnitte in Gestalt seitlicher, nach hinten und nach vorne gehender Säulen (Hörner) erscheint (Fig. 288 *d. e*).

Durch die Vertheilung der centralen Apparate im Innern des Rückenmarks, in den von der Nachbarschaft des Centralcanals (*c*) ausgehenden grauen Säulen, findet sich die weisse, aus Nervenfasern bestehende Markmasse, vorwiegend nach aussen davon, und bildet, theils durch die vorderen und hinteren Längsfurchen (*a. b*), theils durch die Austrittsstellen der Nervenwurzeln von einander geschiedene Längsstränge (*g. h. i*). Darin ergibt sich eine Eigenthümlichkeit des Rückenmarks und ebenso ein bedeutungsvoller Unterschied von dem Bauchmarke der Annulaten und Arthropoden.

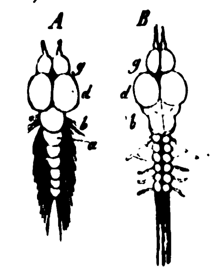


Fig. 289. *A* Gehirn und Rückenmark von Orthagoriscus mola. (Nach ARSAKY.) *B* Gehirn und Anfang des Rückenmarks von Trigla adriatica. (Nach TIEDEMANN.)

Das Rückenmark erstreckt sich bei den Cyclostomen bandartig platt, ähnlich auch bei Chimera, sonst mehr cylindrisch geformt, durch den Rückgratcanal, gegen das Ende sich allmählich verjüngend. Den Ursprüngen stärkerer Nerven entsprechen häufig besondere Anschwellungen, bei Arten von Trigla (vergl. Fig. 289 *B*) auffallend

entwickelt, und in geringer Zahl das ausnehmend kurze Rückenmark von Orthagoriscus u. a. zusammensetzend (*A*).

Wie die vom Rückenmarke entspringenden Nervenmassen dessen Volumsverhältnisse influenziren, zeigt sich in den vier höheren Wirbelthierclassen, bei denen die bedeutende Entwickelung der Extremitäten und die dahin gelangenden mächtigen Nervenstränge mit einer an einzelnen Abschnitten sich äussernden voluminösen Bildung des Rückenmarks in Zusammenhang steht. Dadurch entsteht eine Hals- oder Brust- und eine Lendenanschwellung, die in einzelnen Fällen, z. B. bei Schildkröten und Vögeln, sehr beträchtlich sind. Durch Offenbleiben der in den Centralcanal sich fortsetzenden primitiven Medullarhöhle entsteht an der Lendenanschwellung der Vögel ein Sinus rhomboïdalis, jenem ähnlich, welcher dem verlängerten Marke allgemein zukommt. Er findet sich auch bei Embryonen von Säugethieren vorübergehend vor (Fig. 279. *d*).

In der Regel verläuft das Rückenmark durch den ganzen Rückgratcanal, doch zieht es sich bei Amphibien (Anuren), Vögeln, am auffallendsten aber bei manchen Säugethieren durch die Ungleichmässigkeit der Entwickelung der umschliessenden und umschlossenen Theile mehr nach vorne, so dass die für die hinteren Körperpartieen von ihm abgehenden Nerven eine Strecke weit im Rückgratcanal verlaufen, ehe sie ihre Austrittsstelle erreichen.

c) Hüllen des centralen Nervensystems.

§ 384.

Da der Binnenraum des Schädels an das von ihm umschlossene Gehirn sich anpasst, so füllt letzteres anfänglich stets die Schädelhöhle aus. Das Gleiche gilt vom Rückenmarke für den Rückgratcanal. Die Oberfläche des gesammten centralen Nervensystems wird dabei von den vom Skelete gelieferten Wandungen durch Theile getrennt, die entweder dem Skelete oder dem Nervensystem angehören oder interstitieller Natur sind. Es sind das die Hirn- und Rückenmarkshüllen.

Die periostale Auskleidung der bezüglichen Skeleträume lässt die Dura mater entstehen. Diese Membran ist in den unteren Abtheilungen als blosse Periost- (resp. Perichondrium-) Schichte nachweisbar, und empfängt erst von den Reptilien an eine bedeutendere Mächtigkeit, womit sie den Anschein einer selbständigen Bildung gewinnt. In der Schädelhöhle bildet sie bei Vögeln einen Fortsatz zwischen die Hemisphären des Vorderhirns (Hirnsichel), der auch bei Säugethieren allgemein vorkommt, und hier mit einem besonders in den höheren Abtheilungen ausgebildeten, zwischen Cerebellum und Hinterlappen des Vorderhirns eindringenden Fortsatze — dem Tentorium cerebelli — zusammenstösst. Bei vielen Säugethieren (Carnivoren, Einhufern etc.) verknöchert das Tentorium. — Der Rückenmarksabschnitt der Dura mater bietet geringere

Eigenthümlichkeiten. Bei Säugethieren ist er schon vom Foramen occipitale an vom Perioste gesondert und bildet einen das Rückenmark lose umschliessenden Sack.

Die dem Nervensystem angehörige Pia mater ist eine ersteres überkleidende Bindegewebsschichte, in welcher die Blutgefässe der Nervencentren verlaufen. Sie dringt in die Vertiefungen zwischen den verschiedenen einzelnen Abschnitten ein. Vom grossen Gehirnschlitze aus sendet sie, mit der Decke der Spalte verbunden, Gefässconvolute (Adergeflechte) ins Innere der Seitenventrikel des Vorderhirns. Ueber den Sinus rhomboïdalis des Nachhirns erstreckt sie sich dachförmig hinweg, häufig gleichfalls Plexus bildend.

Die grösste Mannichfaltigkeit bietet die Arachnoïdes. Bei Fischen erscheint sie, so lange das Hirn die Schädelhöhle ausfüllt, als eine dünne Bindegewebsschichte, die kaum den Namen einer Membran verdient, da sie mit Pia wie mit Dura mater gleich innig zusammenhängt. Mit der Entstehung eines weiteren Raumes zwischen Hirn und Schädelwand geht aus jenem Gewebe entweder ein lympherfülltes Netzwerk hervor (Squatina), oder es wandelt sich in Gallertgewebe um (Scymnus), oder lässt Fettzellen entstehen (viele Teleostier). Die höheren Wirbelthiere zeigen die Arachnoïdes meist als zarte Bindegewebsschichte, bei den Säugethieren in der vom Menschen bekannten Differenzirung.

B. Peripherisches Nervensystem.

§ 385.

Die aus den Centralorganen tretenden Nerven werden nach beiden Abschnitten in Rückenmarksnerven und Hirnnerven unterschieden, die bei den Acrania noch gleichartig sind. Nur ein vorderer stärkerer Stamm ist bei Amphioxus durch seinen Verlauf wie durch reichere Verästelung am vorderen Körperende ausgezeichnet. Er ist wohl einem der Hirnnerven der höheren Wirbelthiere vergleichbar, doch muss hiebei beachtet werden, dass in der Gesammtorganisation des Amphioxus den Cranioten gegenüber der Zustand der Indifferenz gegeben ist. Die übrigen Nerven des Medullarrohrs (jene für Riechgrube und Auge ausgenommen) bieten das Verhalten von Rückenmarksnerven dar, und zeigen das Eigenthümliche des Alternirens im Abgange vom Medullarstrange. Die Gleichartigkeit dieser Nerven lässt annehmen, dass die bei den Cranioten bestehende Verschiedenartigkeit der Cerebral- und Spinalnerven ein mit der Entfaltung des Kopfes erworbener Befund sei. Die Nerven entbehren der Ganglien und werden durch einfache Wurzeln gebildet, worin wieder eine bedeutende Kluft gegen die Cranioten zu erkennen ist. Da bei Amphioxus kein »Kopf« in dem Sinne besteht, wie wir solchen bei den Cranioten kennen, kann folgerichtig auch eine Scheidung in Kopf- und Spinalnerven nicht vorgenommen werden. Wir können höchstens die bis zur hinteren

Grenze der Kiemenhöhle abgehenden Nerven als die indifferenten Aequivalente der Kopfnerven der Cranioten gelten lassen, und die übrigen folgenden Nerven als Spinalnerven ansehen.

a) Rückenmarksnerven.

§ 386.

Die zuerst in der Bildung von Urwirbeln auftretende Metamerie des Wirbelthierkörpers äussert sich nicht minder in dem Verhalten der Rückenmarksnerven und ihrer Vertheilung. Je einem Wirbelabschnitte entspricht ein Nervenpaar. Jeder Nerv kommt durch die Vereinigung von zwei von den Seitenhälften des Rückenmarks austretenden Wurzeln zu Stande. Die obere oder sensible Wurzel bildet vor ihrer Vereinigung mit der unteren oder motorischen ein Ganglion, und die daraus hervortretenden Fasern vermischen sich mit denen der unteren, um den Stamm eines Spinalnerven herzustellen. Bei den Selachiern treten untere wie obere Wurzeln getrennt durch besondere Oeffnungen des Rückgratcanals. In der Regel verlassen die Nerven den Rückgratcanal zwischen zwei Bogen.

Jeder Spinalnerv theilt sich in zwei Hauptäste, ein Ramus dorsalis versorgt Muskulatur und Haut des Rückens, ein Ramus ventralis begibt sich an die Seitentheile und die Bauchwand des Körpers und sendet einen Ramus visceralis zu den Eingeweiden. Dieser letztere stellt die Verbindung des sogenannten sympathischen Nervensystems mit dem cerebrospinalen her.

Bei den Fischen treffen die Spinalnerven immer auf ein Ligamentum intermusculare. Sie folgen genau der Metamerie des Leibes, so lange dieselbe noch ausgesprochen ist.

Die Stärke der Nerven entspricht der Ausbildung der von ihnen versorgten Theile. Mit dem Auftreten von Extremitäten erlangen die betreffenden Rami ventrales eine besondere Mächtigkeit, und dann bildet eine Anzahl Rami ventrales vorderer Spinalnerven (Cervicalnerven) ein Geflecht (Plexus brachialis), aus welchem die Nerven der vorderen Extremität sich ablösen, sowie aus weiter nach hinten vor dem Becken oder im Becken gebildeten Geflechten (dem Plexus lumbalis u. Plexus sacralis) die Nerven der hinteren Extremität hervorgehen. Diese Geflechtbildungen stehen wohl mit den Lageveränderungen in Zusammenhang, welche die Gliedmassen eingegangen sind. (Vergl. S. 497 u. 498.)

Drei bis vier Nerven bilden den Plexus brachialis der Amphibien (bei Fröschen der 2., 3. und 4. Spinalnerv). Bei den Reptilien wird der Plexus brachialis meist aus dem 6.—9. Cervicalnerven zusammengesetzt, der 7.—10. bildet ihn bei Varanus, und bei Alligator kommt noch der erste Thoracalnerv hinzu. Die Vögel zeigen ihn aus dem letzten Cervical- und ersten Thoracalnerv oder aus dem 11. und 12. Cervical- oder 12. Thoracalnerv gebildet. Bei den Säugethieren betheiligen sich die 3, 4 oder

5 letzten Cervicalnerven und der erste, zuweilen auch noch der zweite Thoracalnerv an der Plexusbildung.

Die für die Hinterextremitäten bestimmten Nerven gehen bei den Amphibien aus einem meist durch drei Nerven gebildeten Geflechte hervor. Ein daraus entstehender vorderer Nerv bildet den Nervus cruralis, ein stärkerer, aus fast allen in den Plexus eingehenden Ramis sich zusammensetzender Nerv stellt den Ischiadicus vor, welcher auch bei den höheren Wirbelthieren den Hauptnerv der Extremität bildet.

Gesonderter erscheinen Plexus cruralis und Plexus sacralis bei den Reptilien und Vögeln. Bei ersteren gehen meist 4 Nerven in diese Geflechte ein. Die Vögel bieten zumeist 7—8 grösstentheils für den Ischiadicus bestimmte Nerven, während er bei den Säugethieren wieder aus einer viel geringeren Zahl sich zusammensetzt.

b) Hirnnerven.

§ 387.

Die von der beschreibenden Anatomie der Reihe nach aufgeführten Cerebralnerven sondern sich bei vergleichender Prüfung nach wichtigen anatomischen Verhältnissen in zwei scharf getrennte Abtheilungen. Die eine, grössere, begreift mehr oder minder mit Spinalnerven übereinkommende oder doch von solchen ableitbare Nerven, die andere dagegen solche, welche auch nicht die geringste Aehnlichkeit mit Spinalnerven besitzen.

Die letztere Abtheilung umfasst zwei spezifische Sinnesnerven, den Olfactorius und den Opticus.

Der Olfactorius wird aus einem Complexe von Nervenfädchen gebildet, die aus dem Lobus olfactorius entspringen, und in der Riechschleimhaut ihre Verbreitung nehmen. Je nach der Lagerung des Lobus in grösserer oder geringerer Nähe der letzteren setzen diese Nerven jederseits einen Stamm zusammen (wie bei vielen Fischen, auch bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, unter den Säugethieren bei den Monotremen), oder sie verlassen einzeln die Schädelhöhle, indem sie eine »Lamina cribrosa« durchbohren (Selachier und Säugethiere).

Der aus dem Zwischen- und Mittelhirn stammende Opticus bildet sich mit einem Theile des Auges aus einer vom primitiven Vorderhirn entstehenden Blase (der Augenblase), deren Stiel er vorstellt. Nach Differenzirung der Vorderhirnblase ist er mit dem Zwischen- und Mittelhirn in Zusammenhang. Bei den Cyclostomen verläuft der Opticus jeder Seite zum betreffenden Auge, und nur dicht an der Austrittsstelle ist eine Verbindung zwischen den beiderseitigen Nerven zu erkennen. Bei den Gnathostomen dagegen tritt eine grössere Strecke der Opticus an der Hirnbasis hervor, und es wird hier eine Durchkreuzung der Fasern (Chiasma) ersichtlich. Die bis zu dieser Stelle verlaufenden Faserstränge stellen den

Tractus n. optici vor und bilden einen Theil des Gehirns, der bei den Cyclostomen noch nicht an die Oberfläche hervorgetreten ist. Das Chiasma ist also keine Neubildung, sondern eine Differenzirung. Die Kreuzung ist eine vollständige bei den Knochenfischen: Der Opticus des rechten Auges tritt zum linken, der des linken zum rechten, indem der eine über oder unter dem andern hinwegläuft. Seltener tritt der eine Opticus durch eine Spalte des anderen (Clupea), oder es besteht ein mehrfacher Durchtritt einzelner Nervenbündel. Bei Selachiern und Ganoïden scheint eine theilweise Kreuzung vorzukommen, und so verhalten sich auch im Allgemeinen die höheren Wirbelthiere.

Wie diese beiden Sinnesnerven keinen einzigen der für die Spinalnerven aufgeführten Charaktere erkennen lassen, sind sie auch nicht auf Metameren beziehbar. Sie gehören auch jenem Theile des Craniums zu, der nicht aus Concrescenz von Wirbelsegmenten ableitbar ist (vergl. § 340), und dürften jenen Nerven entsprechen, die wir bei Wirbellosen zu den gleichen Organen gehen sehen.

§ 388.

Die zweite Abtheilung umfasst die nach dem Typus der Spinalnerven sich verhaltenden Nerven. Sie lassen zum Theile zwei Wurzeln unterscheiden; ihr Ramus dorsalis ist häufig sehr gering entwickelt, in Zusammenhang mit dem unansehnlichen Verbreitungsbezirke. Der Ramus ventralis ist dadurch der Hauptast, der an den Kiemenbogen und deren Derivaten sich verzweigt. Der Ramus visceralis tritt zur Schlundwand. Die hieher gehörigen Nerven entspringen am Boden der Rautengrube, theilweise auch in deren Fortsetzung zum Aquaeduct. Sylvii, treten aus dem Nachhirn hervor und verlassen die Schädelhöhle, indem sie den vertebralen Theil des Craniums durchsetzen (§ 340). Während diese Verhältnisse an den dem primitiven Zustande am nächsten stehenden Kopfnerven der Selachier am vollständigsten sich erkennen lassen, treten um so bedeutendere Veränderungen ein, je weiter der Organismus von jener tiefen Stufe emporstieg oder in anderer Richtung sich differenzirte.

An den einzelnen Nerven, d. h. so wie sie als mit Spinalnerven homodynam aufzufassen sind, nehmen wir verschiedene besondere Erscheinungen wahr. Einzelne Aeste eines Nerven erscheinen im Uebergewichte über andere, die dagegen rückgebildet sind, oder die Wurzeln eines Nerven schlagen eine selbständige Bahn ein und bieten den Schein selbständiger Nerven. Während in diesem Falle ein Nerv sich aufgelöst hat, so ist an anderen Nerven eine Concrescenz aufgetreten, so dass ursprüngliche Nervencomplexe wie ein einziger Nerv sich darstellen.

Letzteres Verhalten zeigt sich an zwei Gruppen der vorzuführenden Hirnnerven, die ich nach den in ihnen vorherrschenden Nerven als T r i g e m i n u s- und V a g u s - G r u p p e unterschieden habe.

§ 389.

Die **Trigeminusgruppe** versorgt den vordersten und grössten Theil des Kopfes. Ihr gehören zu:

erstens der Trigeminus als bedeutendster Nerv der Gruppe, der, einer mächtigen Differenzirung der Endgebiete entsprechend, einem weiter entfalteten Spinalnerven homolog ist (Fig. 290 *Tr*). Als Ramus dorsalis besitzt er den Ramus ophthalmicus, der die Orbita wie die Ethmoïdalregion versorgt. Ein bei Teleostiern vorkommender Schädelhöhlenast hat wohl gleichfalls als Ramus dorsalis zu gelten. Der Ramus maxillaris superior verläuft stets am Boden der Orbita und verbreitet sich mit sensiblen Zweigen in der Oberkieferregion. Sein Infraorbitalast ist besonders bei Säugethieren der bedeutendste. Der R. max. sup. stellt mit dem Ramus maxillaris inferior einen Ramus ventralis vor, der bei Selachiern sehr klar als Nerv des Kieferbogens sich erkennen lässt, und dadurch als der bedeutendste Abschnitt des Trigeminus erscheint. Seine Verbreitung geschieht zu den Kiefermuskeln wie zum Integumente und einem grossen Theile der Mundhöhlenschleimhaut (Ramus lingualis). Den Ramus intestinalis repräsentirt ein Ramus palatinus des zweiten Astes, bei Fischen direct zum Gaumen tretend, bei höheren Wirbelthieren erst nach Verbindung mit einem sympathischen Ganglion (Ganglion sphenopalatinum) dorthin gelangend.

Dem Trigeminus im Ursprungs- und Verbreitungsgebiete zugehörig und wie abgelöste Theile derselben sich darstellend, erscheinen die Augenmuskelnerven, namentlich der Oculomotorius und Trochlearis. Wenn auch die Angaben, dass bei Lepidosteus und Lepidosiren die Augenmuskelnerven vom R. ophthalmicus trigemini abgegeben würden, und bei Salamandrinen der Trochlearis von einem Zweige jenes Nerven vertreten sei, noch sehr der Bestätigung bedürfen, so dass jenen Fällen vielleicht mehr ein Anschluss der Augenmuskelnerven an den Trigeminus als ein gänzliches Fehlen derselben zu Grunde liegt, so ist doch damit die Annahme, dass in dem discreten Austritte jener Nerven aus dem Nachhirn Sonderungsvorgänge wirksam waren, nicht zurückzuweisen. Dass der R. I. trig. der motorischen Elemente entbehrt und dass die in seinem Bereiche befindlichen Muskeln durch selbständig erscheinende Nerven versorgt werden, bleibt immer ein schwer wiegendes Factum.

Der zweite der Trigeminusgruppe beizuzählende Nerv ist der Facialis mit dem Acusticus. Der letztere scheint einem ausschliesslich sensiblen Ramus dorsalis eines Spinalnerven homolog, und ist mit seinem Endgebiete von dem nothwendig vorauszusetzenden ursprünglichen Verbreitungsniveau auf der Kopfoberfläche in dem Maasse in die Tiefe gerückt, als das Labyrinthbläschen vom Integumente sich abschnürte und in die Tiefe der Schädelwand eingetreten ist (vergl. unten über das Hörorgan). Wenn dieses den ursprünglichen Verlauf eines Ramus dorsalis aufwärts

durch die Schädelwand voraussetzt, so harmonirt damit der Verlauf dorsaler Aeste anderer Kopfnerven, selbst der des Ramus ophthalmicus trigemini.

Der Facialis (Fig. 290 *Fa*) verhält sich als ein dem Zungenbeinbogen angehörender Ramus ventralis. Ausser der Muskulatur dieses Abschnittes versorgt er auch Hauttheile, ist somit anfänglich gemischter Natur. Bei den Teleostiern geht er Verbindungen mit dem Trigeminus ein, und schon bei manchen Haien verschmilzt er mit demselben. Ebenso erscheint er bei den ungeschwänzten Amphibien mit dem Trigeminus vereinigt. Diese Verbindung findet jedoch erst im Verlaufe der Ontogenie statt. Bei den Urodelen wie bei den höheren Wirbelthieren erhält er sich selbständig und bei den Säugethieren hat er seine sensiblen Elemente anscheinend eingebüsst. Hier empfängt er durch die Ausbildung der Gesichtsmuskulatur ein bedeutenderes Verbreitungsgebiet, während sein Ramus stapedius, Ramus digastricus und stylohyoïdeus dem ursprünglichen Zungenbeinbogen-Gebiete zugehören, wie auch der Ramus auricularis. Als Ramus visceralis erscheint der bei Fischen vorhandene Ramus palatinus, der bei den Säugern durch den N. petrosus superficialis major vorgestellt wird, und durch das Ganglion sphenopalatinum zur Muskulatur des Gaumensegels tritt. Einen schon bei Fischen bestehenden Verbindungszweig des Facialis mit dem dritten Aste des Trigeminus bildet die Chorda tympani.

Dem Facialis muss auch noch ein Augenmuskelnerv, der Abducens, beigezählt werden, wie aus dem Verhalten des Ursprungsgebietes hervorgeht. Er versorgt den Rect. ext. allgemein, bei Petromyzon auch noch den Rect. inferior. Die Lage des Rectus externus macht verständlich, dass er einem anderen Nervengebiete angehört.

§ 390.

In der Vagusgruppe bietet deren erster Nerv, der Glossopharyngeus, die einfachsten Befunde. Bei den Selachiern ist er discret, und scheint auch bei den Teleostiern sich allgemein so zu verhalten, dagegen verlässt er bei Chimära die Schädelhöhle mit dem Vagus, mit welchem er auch bei Cyclostomen wie bei Lepidosiren verbunden ist. Aehnlich verhält es sich bei den Amphibien, indess er bei den Amnioten in allgemeiner Selbständigkeit sich trifft.

Er besitzt bei Fischen (manchen Haien) einen Ramus dorsalis, der im Cranium emporsteigend sich oberflächlich verästelt. Der Hauptstamm (Fig. 290 *Gp*) erscheint damit als ventraler Ast, der längs des ersten Kiemenbogens sich verbreitet und als Eingeweideast einen Ramus pharyngeus zur Schlundwand schickt. Dieses Verhalten wird mit der Umwandlung des ersten Kiemenbogens dahin modificirt, dass der Ramus pharyngeus mit dem in der Zungenschleimhaut endigenden Ramus lingualis den Haupttheil des Nerven vorstellt.

An den Glossopharyngeus reiht sich im Austritte aus dem Nachhirn unmittelbar der Vagus an, dessen Beurtheilung die Kenntniss seines einfachsten Verhaltens voraussetzt, wie es am vollständigsten bei Haien zu erkennen ist (vergl. Fig. 290). Der Vagus wird hier von einer grossen

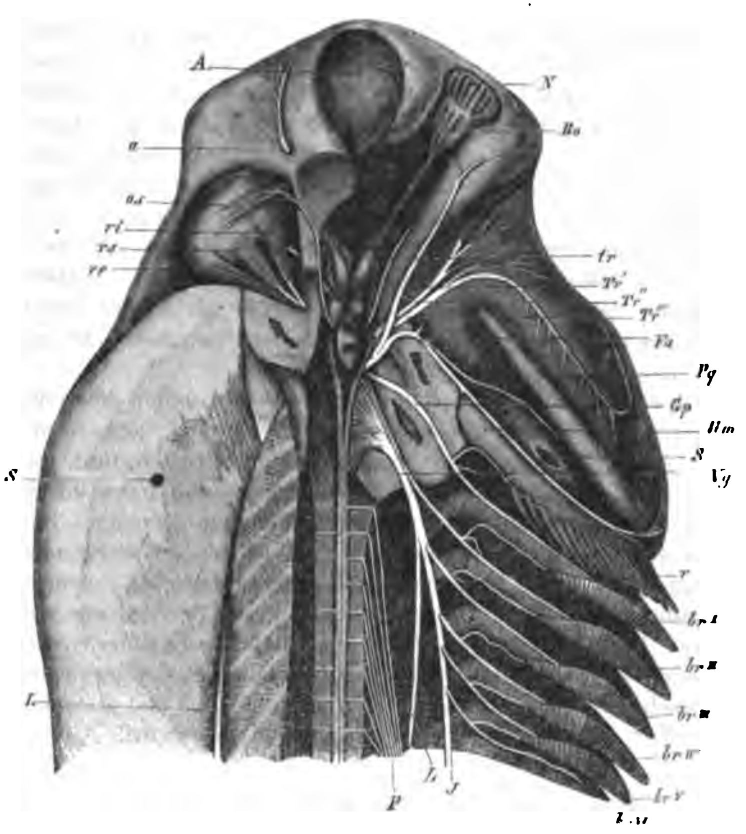


Fig. 290. Kopfnerven von Hexanchus griseus. Rechterseits sind sämmtliche Kopfnerven in ihren von oben her sichtbaren Bahnen dargestellt. Die Schädelhöhle ist geöffnet, ebenso der Rückgratcanal, so dass Gehirn und Rückenmark blosliegen. Das rechte Auge ist mit seinen Muskeln entfernt. Links ist nur das Dach der Orbita weggenommen, so dass der Bulbus mit den Muskeln sichtbar ist. Die rechtsseitige Labyrinth- und Occipitalregion des Craniums ist bis auf das Niveau der hier durchtretenden Nervenstämme abgetragen. *A* Vordere Schädellücke. *N* Nasenkapsel. *Bo* Bulbus olfactorius. *Tr'* Erster Ast des Trigeminus. *a* Endzweig desselben auf der Ethmoïdalregion. *Tr''* Zweiter Ast. *Tr'''* Dritter Ast. *tr* Trochlearis. *Fa* Facialis. *Gp* Glossopharyngeus. *Vg* Vagus. *L* Ramus lateralis. *J* Ramus intestinalis. *os* Musc. obliq. oc. sup. *ri* M. rectus internus. *re* M. rectus externus. *rs* M. rectus superior. *S* Spritzloch. *Pg* Palatoquadratum. *Hm* Hyomandibulare. *r* Kiemenstrahlen. *1—6* Kiemenbogen. *br* I — *br* V Kiemen.

Anzahl discret vom Nachhirn bis ziemlich weit hinter der Rautengrube hervortretender Wurzeln zusammengesetzt, von denen die vorderen, dicht hinter dem Glossopharyngeus austretenden, die stärkeren sind. Daran schliessen sich nach hinten zu immer schwächere an. Die letzteren sammeln sich nach vorne verlaufend zu einem den vorderen sich an-

fügenden Stämmchen. Der hiervon gebildete gemeinsame Stamm verlässt die Schädelhöhle in schräg nach hinten und aussen gerichtetem Verlaufe und sendet auf diesem Wege einen schwachen Ramus dorsalis zur Occipitalregion empor.

Aus dem Cranium getreten lässt der Vagusstamm eine der Zahl der Kiemenbogen entsprechende Zahl von Kiemenästen abgehen (Fig. 290). Der erste Kiemenast (br^1) verläuft zum zweiten Kiemenbogen und sendet noch einen feinen Zweig zum ersten. Darin kommen die Rami branchiales des Vagus mit dem Glossopharyngeus wie mit dem Facialis überein, die gleichfalls zu den nächst vorhergehenden Bogen feine Zweige entsenden. An der Theilungsstelle jedes Kiemenastes tritt ein Ramus pharyngeus ab. Die Fortsetzung des Vagusstammes tritt als Ramus intestinalis (*J*) auf den Darmcanal und verzweigt sich an Schlund und Magen, gibt auch Aeste zum Herzen. Vor der Abgabe der Kiemenäste geht vom Vagusstamme ein ansehnlicher Ast dorsalwärts nach hinten, der als Ramus lateralis (*L*) längs der Seitenlinie des Körpers an die Haut bis zum Schwanze sich verzweigt.

Während die den Vagusstamm zusammensetzenden Nervenwurzeln in einer Reihe das Nachhirn verlassen, gehören dem Vagus noch andere Wurzeln zu, die unterhalb der vorgenannten als höchstens fünf, meist nur 3 oder 2 Fädchen aus dem Nachhirn austreten, und jedes durch einen besonderen Canal in der Schädelwand nach aussen gelangen. Sie gehen theils zu Muskeln, theils verbinden sie sich mit den ersten Spinalnerven, und können als untere Vaguswurzeln bezeichnet werden, während die vorbenannten obere sind. Die Austrittsöffnungen der unteren liegen in gleicher Reihe mit den Austrittsöffnungen der unteren Wurzeln der Spinalnerven, die Austrittsstelle des Complexes der oberen Wurzeln liegt höher und fällt in eine Linie mit den Durchlässen der oberen Wurzeln der Spinalnerven.

§ 391.

Aus den vorhin aufgeführten Thatsachen ergibt sich für den gesammten Vagus die Auffassung als eines Complexes zahlseicher mit Spinalnerven homodynamer Nerven. Dafür rsprechen einmal die mehrfachen getrennt austretenden unteren Wurzeln, dann aber vorzüglich die Verbreitung des aus den oberen Wurzeln sich bildenden Stammes. Indem jeder Ramus branchialis des Vagus sich völlig gleich verhält einem Ramus ventralis eines Spinalnerven, indem ferner die von ihm versorgten Kiemenbogen als ursprünglich dem Cranium angehörige Bogen zu gelten haben (vergl. § 340 und da endlich jeder der anderen Bogen (Kiefer-, Zungenbein- und 1. Kiemenbogen) ebenso von je einem Nerven versorgt werden, wie ein Metamer des Rumpftheiles von einem Spinalnerven, so erscheint auch die Summe jener oberen Wurzeln des Vagus als das Aequivalent einer Summe

einzelner Nerven, deren Betrag mindestens der Maximalzahl der von ihnen versorgten Kiemenbogen entsprechen muss. Diese von mir gegebene Deutung des Vagus findet ihre Bestätigung in der Ontogenie dieser Nerven, wie sie bei Haien neuestens aufgedeckt ward. Da Gründe zur Annahme bestehen, dass schon bei den Selachiern eine bedeutende Rückbildung der Zahl ursprünglich vorhandener Kiemen stattfand, wie ein solcher Vorgang, wenn auch nur in kleinem Maasse, noch innerhalb des Selachierstammes zu beobachten ist, so ist die Fortsetzung des Vagus auf eine Strecke des Darmrohrs weniger aus einem Uebergreifen des Nerven auf ein ihm ursprünglich fremdes Gebiet, als aus dem Uebergange einer ehedem der Kiemenspalten tragenden Wandung des Schlundes angehörigen Strecke in einen ausschliesslich der Nahrungsaufnahme dienenden Abschnitt des Tractus intestinalis zu erklären. Auch für die Herzäste findet sich nichts Befremdendes, sobald die Entstehung des Herzens zum Theile innerhalb des vom Vagus versorgten Gebietes gebührend gewürdigt wird.

Was den Ramus lateralis betrifft, so erscheint in demselben ein sensibler Ast des Vagus, der wohl erst allmählich mit der Ausdehnung des von ihm versorgten Sinnesapparates der Seitenlinie sich in diesem Maasse entfaltet hat.

Im gesammten Vagus tritt uns also, ganz ähnlich wie es in kleinerem Maassstabe für andere Nerven, z. B. den Facialis und Trigeminus der Amphibien, erweisbar war, eine Vereinigung von Nerven entgegen, die sowohl in ihrem Austritte, wie im peripherischen Verhalten noch die Spuren eines ursprünglich discreten Bestandes erkennen lassen, und so gelangt diese Auffassung des Vagus mit der Deutung des hinteren Theiles des Craniums in engste Verbindung.

Die Erscheinung der Concrescenz discreter Nerven setzt sich am Vagus der Selachier noch weiter fort, und hebt, indem bei den meisten (allen Rochen) die einzelnen Wurzeln dichter an einander treten, die Andeutung einer Selbständigkeit auf, welches Verhalten auch für die übrigen Fische vorwaltet.

Eine Umbildung einzelner Verhältnisse erleidet der Vagus bei Teleostiern. Von den hinteren Wurzeln desselben sind nämlich einige Fädchen mit einer unteren Wurzel zusammengetreten und bilden einen besonderen das Cranium verlassenden Nerven, der zu der Muskulatur des Schultergürtels verlaufen soll. Die Verhältnisse dieses Nerven bedürfen genauer Prüfung.

Das übrige peripherische Verhalten des Vagus kommt mit dem oben geschilderten überein. Ein einem Theile der Teleostier zukommender Dorsalast des Vagus verdient besondere Erwähnung. Derselbe verbindet sich mit einem aus dem Trigeminus kommenden Dorsalast (R. recurrens) und verläuft, von einzelnen Spinalnerven Verbindungszweige empfangend, zur Basis der Rückenflosse.

§ 392.

Bei den Amphibien verhält sich der Vagus für die Dauer des Bestehens der Kiemen in einer mit den Fischen übereinkommenden Weise und sendet sogar einen Ramus lateralis ab, der bei den Caducibranchiaten nach Rückbildung der Kiemen mit den Kiemenästen gleiches Schicksal theilt.

Die Amnioten besitzen den Vagus nur aus dem vorderen Abschnitte der bei den Selachiern als obere Wurzeln beschriebenen Reihe, und der daraus gebildete Stamm nimmt seine Vertheilung am Tractus intestinalis bis zum Magen herab, nachdem durch den Mangel von Kiemen die Kiemenäste verschwanden, oder, was wohl richtiger, theilweise in Rami pharyngei umgebildet sind. Wie bei den Fischen die aus dem Darmrohre differenzirte Schwimmblase Vaguszweige empfängt, so erhält auch der eine gleiche Genese besitzende Athmungsapparat der Amphibien wie der Amnioten Nerven vom Vagus, von denen sich einzelne mit der Ausbildung eines Kehlkopfes und seiner Muskulatur zu constanten Zweigen gestalten. Auch die Beziehungen zum Herzen erhalten sich fort, und mit der allmählichen Entfernung des intestinalen Endgebietes des Vagus vom Kopfe gestaltet sich derselbe zu einem langen Nervenstamm.

Der hintere Abschnitt der bei den Selachiern in den Vagus eingehenden Wurzeln schliesst sich bei den Amnioten zu einem Nervenstämmchen zusammen, dem Accessorius Willisii, theilweise mit dem Vagus verbunden theilweise zu Muskeln des Schultergürtels vertheilt. Die den Nerven bildenden Wurzelfäden reichen mit ihrem Ursprunge aus der Medulla besonders bei Säugethieren weit nach hinten, zwischen die Austrittsstelle der oberen und unteren Wurzelreihen von Spinalnerven gelagert, und zwar beim Menschen bis zum 6. oder 7. hinab.

Endlich formiren auch die unteren Wurzeln des Vagus-Gebietes bei den Amnioten einen besonderen Nervenstamm, den Hypoglossus, der die Muskeln der Zunge versorgt. Von seinem primitiven Verhalten behält er die Zusammensetzung aus mehreren und zwar getrennt aus dem Schädel tretenden Wurzelfäden bei, die auch noch bei Säugethieren zu zweien sich vorfinden.

Somit trifft sich für den hinteren aus dem Nachhirn austretenden Nervencomplex die grösste Summe von Umgestaltungen. Wahrscheinlich aus einer den ursprünglichen Kiemenbogen entsprechenden Anzahl von discreten Nerven entstanden, erscheint er noch am indifferentesten bei den Selachiern, sondert bei Teleostiern einen hintern Abschnitt als besondern Nerven ab, indess bei den Amnioten aus jenem Complex drei verschiedene Nerven gebildet sind: Vagus, Accessorius und Hypoglossus.

GEGENBAUR, C., Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. Jen. Zeitschr. Bd. VI.

c) Eingeweidenervensystem.

§ 393.

Nach dem Abgange aus den Cerebrospinalnerven stehen die Eingeweideäste durch Verbindung mit den nächst folgenden unter sich in Zusammenhang, und bilden damit eine längs der Wirbelsäule verlaufende, auch an die Schädelbasis sich fortsetzende Commissur: den Grenzstrång des Eingeweidenervensystems oder des Sympathicus. An den Verbindungsstellen mit den Rami viscerales der Cerebrospinalnerven finden sich Ganglien, die Ganglien des Grenzstranges, und von da aus setzen sich die aus den dem Sympathicus eigenen Fasern und Cerebrospinalfasern bestehenden Nerven zu ihren Verbreitungsbezirken fort. Die einzelnen, sei es direct zu den Eingeweiden tretenden, sei es erst den Grenzstrang durchsetzenden Nerven, sammeln sich meist in grössere für die Hauptabschnitte der Eingeweide bestimmte Stämme, die als Nn. cardiaci, splanchnici etc. bekannt sind. Sie bilden zahlreiche Ganglien enthaltende Geflechte, wie denn auch vereinzelte Ganglienzellen vielfach in dem Verlaufe der sympathischen Nervenbahnen eingeschaltet sind.

Die Verbreitung dieser Geflechte findet am Darmrohr und allen aus demselben hervorgehenden Organen, sowie am Gefässsystem und den Urogenitalorganen statt.

Den Acrania scheint dieser Theil des Nervensystems zu fehlen, und unter den Cyclostomen wird er bei den Myxinoïden vermisst, wo der Vagus wenigstens das Darmgebiet des Sympathicus versorgen soll. Von den Fischen an besteht dagegen allgemeine Verbreitung dieses Nervensystems, wenn auch mit zahlreichen Modificationen. Die dem Sympathicus zukommenden Fasern stellen auf einer niedern Entwickelungsstufe bleibende Elemente vor, ähnlich wie die Fasern der Cerebrospinalnerven der Cyclostomen.

Sinnesorgane.

§ 394.

Für alle Sinnesorgane der Vertebraten bestehen Differenzirungen des Integumentes. Die Art der Betheiligung des letzteren ist nach der Qualität des Organes verschieden. Wie bei den Wirbellosen scheiden wir die Sinnesorgane in solche, welche *specifischen* Wahrnehmungen vorstehen als höhere Sinnesorgane, und in solche, welche *indifferenterer* Natur verschiedenartigen Wahrnehmungen zu dienen scheinen, die man sämmtlich dem Gefühlsinne unterstellt.

Da unter den nicht zu den bekannten specifischen Sinnesorganen zu zählenden Apparaten manche durch eine hochgradige Differenzirung sich auszeichnen, ohne dass die Einrichtungen erlaubten, sie als einfach dem »Tastsinn« dienende Organe anzusehen, ist es nicht ungerechtfertigt, ausser den bekannten noch andere specifische Sinnesorgane anzunehmen.

Die grösste Mannichfaltigkeit der hieher bezüglichen Organe waltet bei den Fischen, und scheint mit dem Leben im Wasser in Zusammenhang zu stehen, da manche dieser Einrichtungen bei Amphibien wiederkehren. Die wichtigsten Organe dieser Art sind folgende:



Fig. 291. Becherförmige Organe aus der Gaumenschleimhaut von Tinca. *n* Nervenbündel. *b* Becher. (Nach E. Schulze.)

1. Becherförmige Organe. In die Epidermisschichte eingebettete, grössere, von langen, spindelförmigen Zellen umgebene Gebilde, welche stäbchenförmige Endapparate von Nerven bergen. Sie sind in der Haut von Teleostiern und vom Stör beobachtet und scheinen auch bei Amphibien verbreitet zu sein. Auch am Kopfe von Reptilien kommen sie vor.

2. Schleimcanäle. Ein am Kopfe von Fischen in regelmässiger Form sich verzweigendes Röhrensystem verläuft in der Lederhaut und öffnet sich an bestimmten Stellen mit Seitenzweigen nach aussen. Nahe der Mündung enthält die Röhre den Endapparat eines Nervenzweigs. In gleichem Verhalten vom Kopfe aus erstreckt sich ein Canal längs der Seite des Körpers bis zum Schwanze. Sowohl an dieser Seitenlinie wie am Kopftheile des Röhrensystems erhalten die Nervenendigungen bei Ganoïden und Teleostiern einen vom Hautskelete gelieferten Schutzapparat, indem sie entweder in modificirte Schuppen oder sogar auf Strecken in den Deckknochen des Kopfes eingebettet sind. Die bei den Amphibien (Larven und Perennibranchiaten) bestehende Verbreitung becherförmiger Organe oder diesen ähnlicher Bildungen längs der Seitenlinien deutet auf einen Zusammenhang dieser Organe mit den »Schleimcanälen« der Fische hin.

3. Gallertröhren. Verschieden lange mit Gallerte gefüllte dünnwandige Röhren münden mit feinen Oeffnungen aus, und tragen am entgegengesetzten Ende in einer ampullenartigen, mannichfaltig gestalteten Erweiterung gleichfalls Nervenendigungen. Diese Organe sind am Kopfe der Selachier in grosser Menge, meist in die Nähe des Rostrums gelagert, aber auch an entferntere Theile, so z. B. bei den Rochen bis über die Brustflossen erstreckt (Fig. 277. *t*).

Bei den höheren Wirbelthieren erscheinen die Nervenendigungen im Integumente, mit minderen Complicationen, wie die in den Cutispapillen gelagerten Tastkörperchen, die schon von den Amphibien an beobachtet sind.

Modificationen verschiedener Körpertheile in Verbindung mit Ausbildung der dem bezüglichen Integumentüberzuge zukommenden Endorgane der sensiblen Nerven lassen besondere als Tastorgane fungirende Apparate entstehen. Die einzelnen Vorrichtungen dieser Art sind ausserordent-

lich mannichfach, und gehören zu den aus speciellen Anpassungen entstandenen Bildungen, daher sie nur kurz zu erwähnen sind. Bei den Fischen werden solche Organe durch die bei vielen in der Nähe des Mundes stehenden »Barteln« vorgestellt, an denen Häufungen der Becher-Organe sich vorfinden. Sie treffen sich bei Stören, Welsen, manchen Cyprinoïden etc. Bei den Triglen fungiren einige von den Brustflossen abgelöste nervenreiche Strahlen vorzugsweise als Tastorgane. Bei den Vögeln hat der Tastsinn nicht selten seinen Sitz in der weichen Spitze des Schnabels; so bei den Schnepfen, Enten etc. Dann finden wir bei den Säugethieren als Tastapparate steife, borstenähnliche, an der Oberlippe oder auch über den Augen stehende Haare, die nicht allein beträchtlich verlängert sind, sondern auch durch den Nervenreichthum ihrer Follikel von den übrigen Haarbildungen sich auszeichnen. Endlich dienen bei vielen Säugethieren die Gliedmassen selbst, sowohl durch den Nervenreichthum ihrer Volar- und Plantarfläche, als durch die Beweglichkeit ihrer Endglieder zu solchen Verrichtungen.

Leydig, Ueber Organe eines sechsten Sinnes. N. A. Acad. Leop. Carol. Vol. XXXIV. — Jobert, Les organes du toucher. Ann. sc. nat. Ser. V. Tom. XVI.

§ 395.

Da der Geschmackssinn sich unserer Beurtheilung in dem Maasse entzieht, als ein Organismus dem menschlichen entfernt steht, wird über **Geschmacksorgane** der meisten Wirbelthiere mit wenig Sicherheit zu urtheilen sein. Es können daher nur im Allgemeinen die in der Mundschleimhaut gelegenen Endorgane von Nerven hieher zählen. Diese bieten bei Fischen nichts Spezifisches dar, sind vielmehr mit den auch im äussern Integumente verbreiteten becherförmigen Organen in Uebereinstimmung, was aus der Genese der Mundhöhle leicht begreiflich wird. Am genauesten sind sie von der Gaumenregion bekannt (vgl. Fig. 291), an der bei den Cyprinoïden die Schleimhaut mit reichen Muskelfasern durchwebt ist. Bei den Amphibien erscheint die Zunge als der vorzugsweise Sitz jener Gebilde, die man auch als »Schmeckbecher« bezeichnet hat, und wenn die Zunge bei Reptilien und Vögeln in der Regel jenen Beziehungen entfremdet erscheint, so findet sie sich doch wieder bei den Säugethieren mit denselben Schmeckbechern ausgestattet, die an den Seitenflächen der Papillae circumvallatae angebracht sind.

Riechorgane.

§ 396.

Riechorgane treten bei allen Wirbelthieren als flache, am Kopfe gelegene Gruben auf, in denen der Olfactorius mittelst stäbchenförmiger Endapparate vom umgebenden Medium Erregungen zu empfangen im Stande ist. Es ist also eine differenzirte Strecke des Integumentes, welche

das Sinnorgan vorstellt. Wenn wir auch bei den im Wasser Lebenden — Fischen und Amphibien — keineswegs im Stande sind, diesen Gebilden genau dieselbe Function zuzuschreiben, die sie bei den in der Luft lebenden nachweisbar besitzen, so muss es doch gestattet sein, sie wenigstens mit dem Namen jener Organe zu bezeichnen, da wir sie in continuirlicher Folge zu den complicirteren, bestimmt Geruchswahrnehmungen dienenden Organen der höheren Wirbelthiere übergehen sehen.

Bei den Leptocardiern ist jene Riechgrube unpaar. Ebenso erscheint das Organ bei den Cyclostomen, jedoch in einen tieferen Schlauch (Fig. 230 *g'*) umgewandelt, der bei Petromyzon blind geendigt (*gr*), bei den Myxinoïden in einen den Gaumen durchbohrenden Canal umgestaltet ist, dessen Wandungen ein Rohr von Knorpelringen stützt. Die Gnathostomen besitzen paarige Riechgruben. Bei den Fischen bleiben sie meist in diesem Zustande bestehen oder erscheinen nur wenig vertieft. Vom Rande her ragen bei den Selachiern zwei Fortsätze gegen einander, durch welche die ursprünglich einfache Oeffnung in eine ein- und eine ausleitende zerlegt wird. Die Knochenfische zeigen dies Verhältniss noch weiter gestaltet, indem über die Grube eine Hautbrücke gespannt ist, und beide getrennte Oeffnungen zuweilen sogar weit auseinander rücken. Beide Oeffnungen, am häufigsten die vordere, können röhrenförmig vorspringen. Die auskleidende Schleimhaut bildet bald radiäre bald parallele Falten, welche beträchtliche Oberflächenvergrösserungen eingehen können. Die gesammte Fläche nimmt die Endigungen des Riechnerven auf. In einer andern Modification erstreckt sich die Riechschleimhaut über eine papillenartige Vorragung, wobei unter Entfaltung der Oberflächenvergrösserung nach aussen hin, die Grubenbildung aufgehoben wird.

Viele Selachier und die Chimären besitzen eine Verbindung der Riechgrube mit der Mundöffnung, indem eine von ersterer ausgehende Rinne (Nasenrinne) zum Mundwinkel führt (Fig. 292). Die Rinne wird häufig von einer medianen Hautfalte überlagert, und gestaltet sich nicht selten zu einem tieferen Canale (Rochen). In dieser Einrichtung erkennen wir einen Schritt zu dem Verhalten der übrigen Wirbelthiere, deren Riechgruben nur während einer frühen Embryonalperiode oberflächlich gelagert sind. Die bei den Fischen bleibende Einrichtung geht hier vorüber, und ein während der Weiterentwickelung sich abspielender Process lässt die Nasengruben in die Tiefe treten. Dies geschieht durch bedeutendes Wachsthum der die Gruben median, vorne und lateral begrenzenden Theile, und indem auch die Ränder der Nasenrinne gegeneinander

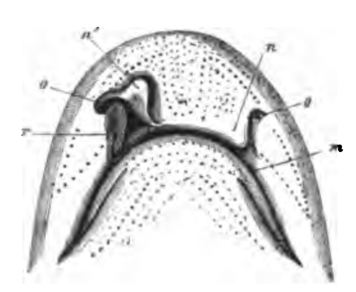


Fig. 292. Untere Fläche des Kopfes von Scyllium. *m* Mundspalte. *o* Eingang zur Nasengrube. *n* Nasenklappe in natürlicher Lage. *n'* Aufgeschlagene Nasenklappe. *r* Nasenrinne. Die Punkte stellen Mündungen der Schleimcanäle vor.

wachsen, entsteht ein Canal, der von der Riechgrube, und damit von aussen nach innen, zur primitiven Mundhöhle führt, und hinter dem Kieferrande sich öffnet.

Dieses Verhalten repräsentiren Dipnoï und Amphibien. Die innere Oeffnung des Nasencanals liegt bei den ersteren wie bei den Perennibranchiaten sogar noch innerhalb des weichen Mundrandes. Bei Salamandrinen und Anuren ist sie von festen Kiefertheilen umgrenzt.

Die primitive Nasengrube selbst ist mit der Bildung eines Nasencanals in die Tiefe gerückt. Die Fläche der Nasengrube complicirt sich dabei durch Vorsprünge des Ethmoïdalknorpels (Muscheln). Bei den Amnioten kommen fernere Complicationen zum Vorschein, durch welche der obere Theil der primitiven Mundhöhle zu einem die Nasengrube aufnehmenden Raume sich gestaltet, in dessen oberem Abschnitte die Riechschleimhaut ausgebreitet ist. Die primitive Riechgrube ist dabei nicht mehr als deutlich abgegrenztes Organ unterscheidbar, so dass die neue Einrichtung der Nasenhöhle am besten mit der Mundhöhle betrachtet wird. — In der Schleimhaut der Nasenhöhle differenziren sich Drüsen, die bei Amphibien eine relativ bedeutende Mächtigkeit besitzen, auch bei Säugern nicht fehlen. Mit dem die primitive Nasengrube weit ins Innere verlegenden Vorgange steht die Bildung eines Organes in Zusammenhang, welches als ein von der Nasengrube abgelöster Theil erscheint. Es ist das Jacobson'sche Organ. Ein am Boden der Nasenhöhle liegender, hinten blind geendigter Schlauch (Fig. 293. *J*), in dessen Wandung Olfactoriusfasern Endapparate besitzen. Diese Organe finden sich bei Reptilien und Säugethieren, und münden durch die Stenson'schen Gänge in die Mundhöhle aus.

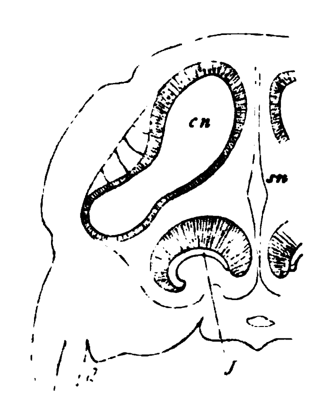


Fig. 293. Querschnitt durch Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ. *sn* Septum. (Nach J. v. LACERTA.)

Sehorgane.

§ 397.

Das Auge der Wirbelthiere erscheint im Wesentlichsten ähnlich gebaut wie bei höher entwickelten Abtheilungen niederer Thiere, allein schon in der Ontogenie des Organes spricht sich ein anderer Typus aus, der nicht minder in der feineren Structur wiederkehrt. Wir haben deshalb keine unmittelbare Verknüpfung mit den relativ ausgebildeten Zuständen des Sehorganes anderer Thierstämme und treffen nur bei Tunicaten Andeutungen hiefür. Auch bei Ascidienlarven wird das Auge nicht direct vom Ectoderm her, sondern vom vorderen Abschnitte des Centralnerven-

systems angelegt. Viel tiefer steht das was man bei Amphioxus als Auge bezeichnet: einen dem vordern Ende des Centralnervensystems aufgelagerten variablen Pigmentfleck.

An der Zusammensetzung des Auges betheiligt sich zunächst das centrale Nervensystem und secundär das Integument. Ersteres lässt die lichtpercipirenden, letzteres die lichtbrechenden Apparate hervorgehen. Als erste Anlage des Auges erscheint eine seitlich vom Vorderhirn sich entwickelnde Ausbuchtung (Fig. 294 *A. a*), die sich zu einer durch einen Stiel (*b*) mit der Hirnanlage (*c*) zusammenhängenden Blase gestaltet. Die »primitive Augenblase« liegt unter dem Ectoderm von dem eine die vordere Wand der Blase gegen die hintere einstülpende Wucherung ausgeht (*B*). Unter dieser Wucherung wächst vom Mesoderm her ein Fortsatz gegen die Augenblase, welcher auch deren seitliche Wand mit der vorderen Einstülpung in Zusammenhang bringt. Die vordere und hintere Wand der primitiven Augenblase werden durch diese Vorgänge gegen einander gelagert, und das Ganze erhält als secundäre Augenblase die Gestalt eines Bechers, dessen Rand die vom Ectoderm gelieferte Wucherung umfasst. Letztere bildet die Anlage der Linse (*l*). Hinter derselben geht mit der Umbildung des Stieles der primären Augenblase in den Sehnerven, in diesen mit eingeschlossenes Gewebe in eine allmählich den grössten Theil der secundären Augenblase füllende Substanz über, welche den Glaskörper vorstellt. Von dem die secundäre Augenblase umlagernden Gewebe wird die innerste Schichte zu einer gefässhaltigen Haut, der Chorioïdea, indess ausserhalb der letzteren eine festere Faserschichte als Sclerotica die secundäre Augenblase umhüllt, und nach vorne zu gegen die Verbindung der Linse mit dem Ectoderm auswächst. Die Fortsetzung dieses Vorganges bedingt die Abschnürung der Linse, und ein vor derselben gelagerter durchsichtiger Abschnitt der Faserhaut bildet die Cornea, die gleichzeitig mit der vor ihr liegenden Integumentanlage (Conjunctiva) sich verbindet.

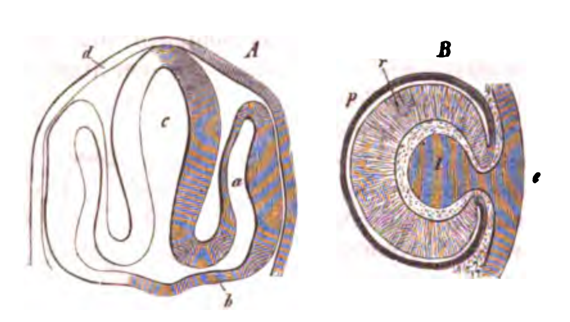


Fig. 294. *A* Senkrechter Querschnitt durch die Kopfanlage eines Fisches. *c* Gehirn. *a* Primitive Augenblase. *b* Stiel derselben. *d* Hautschichte. *B* Bildung der secundären Augenblase. *p* Aeussere, *r* innere Schichte der primitiven Augenblase. *e* Hornblatt (Epidermis) in die secundäre Augenblase die Linse *l* sich einsenkend. Dahinter Glaskörper. (Nach S. Schenk.)

Wir finden so das Auge als rundliche Kapsel (Bulbus oculi), deren Hülle (Sclerotica) sowohl über den Sehnerven, und von da zur Dura mater sich fortsetzt, als auch vorne in die Cornea übergeht. Im Innern dieser Kapsel liegt die aus der eingestülpten primären hervorgegangene secun-

däre Augenblase, durch die Chorioïdea von der Sclerotica getrennt. Die secundäre, durch das Einwachsen des »Glaskörpers« mit einer seitlichen Spalte versehene Augenblase umfasst vorn die Linse. Ihre beiden an diesem Vorderrande wie an der seitlichen Spalte (Fig. 295. *s*) in einander umbiegenden Schichten (*a. b*) gehen eine verschiedene Differenzirung ein, indem die innere (*b*) schon sehr frühzeitig bedeutend verdickte, mit ihrem hinteren Abschnitte zur Retina, die äussere dünne (*a*) dagegen zum Tapetum nigrum wird. An der untern inneren Seite der Anlage des Augapfels wird mit dem Auftreten des Pigmentes im Tapetum nigrum ein heller Streifen deutlich, der vom Sehnerv bis zum freien Vorderrande der Chorioïdea sich erstreckt. Er entspricht der durch das Einwachsen der Glaskörperanlage an der secundären Augenblase auftretenden Spalte (*s*), die somit Retina und die Pigmentschichte der Chorioïdea (Tapetum nigrum) betreffen muss (Chorioïdealspalte).

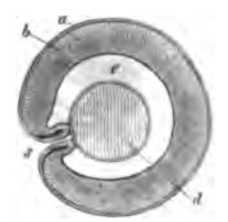


Fig. 295. Durchschnitt durch die secundäre Augenblase eines Fischembryo, senkrecht auf die »Chorioïdealspalte« *s*. *a* Aeussere, *c* innere Lamelle der Augenblase. *c* Glaskörper. *d* Linse. (Nach S. Schenk.)

An dieser Anlage des Auges ergeben sich mannichfache fernere Veränderungen. Der Vorderrand der secundären Augenblase wächst mit dem die Anlage der Chorioïdea bildenden Gewebe zur Iris aus, welche die Pupille umgrenzt. Mit dem Eindringen des Cutisfortsatzes in die secundäre Augenblase, gelangen (bei Säugethieren) Blutgefässe in den Binnenraum und verbreiten sich in der Peripherie der Glaskörperanlage, wo ihnen ein bedeutender Antheil an Ernährung und Wachsthum dieses Gebildes zuerkannt werden muss. Auch die Linse wird bei Säugethieren von einer gefässführenden Bindegewebskapsel umgeben, die vor der Geburt, bei manchen sogar erst später, wieder verschwindet.

Müller, W., Die Stammesentwickelung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1875. — Kessler, L., Zur Entwickelung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.

§ 398.

Bezüglich der Formverhältnisse des Bulbus ergibt sich für die Fische (Fig. 296) eine bedeutende Abflachung des vorderen Segmentes. Unter den Amphibien besitzen die im Wasser lebenden einen vorne abgeflachten Bulbus, während unter den Reptilien bei Schlangen und Crocodilen eine bedeutendere Wölbung der Cornea charakteristisch ist.

Bei den meisten Vögeln (Fig. 298) wird der Bulbus in ein vorderes und hinteres Segment getheilt, wovon das erstere die stark convexe Cornea trägt. Diese Augenform erscheint am meisten bei Raubvögeln ausgeprägt, dagegen besteht bei Schwimm- und Stelzvögeln eine Abflachung der Cornea. Auch unter den Säugethieren herrscht bei sphärischer Form des Bulbus doch eine grosse Mannichfaltigkeit.

Die Sclerotica kann durch verschiedene Formen der Bindesubstanz dargestellt sein und wird bald aus Bindegewebe, bald aus knöchernen Theilen oder aus Knorpel gebildet. Letzteres Verhalten findet sich bei Sela-



Fig. 296. Auge von Esox lucius. Horizontalschnitt. c Cornea. p Processus falciformis. s' s' Verknöcherungen der Sclerotica.



Fig. 297. Auge von Monitor. Horizontalschnitt. c Cornea. p Processus falciformis.

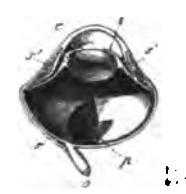


Fig. 298. Auge von Falco chrysaëtos. Horizontalschnitt. p Kamm. (Nach W. Sömmering.)

chiern, Chimären und Ganoïden, ferner bei Amphibien vor. Bei den Knochenfischen sind diese Verhältnisse am mannichfaltigsten.

Bei Eidechsen, Schildkröten und Vögeln wird der vordere, an die Cornea stossende Theil der Sclerotica durch einen Kranz flacher Knochenstücke (Scleroticalring) gestützt (Fig. 296. s'). Mit Ausnahme der Monotremen ist die Sclerotica der Säugethiere aus Bindegewebe dargestellt, bei Walfischen (Fig. 299. s) von bedeutender Stärke.

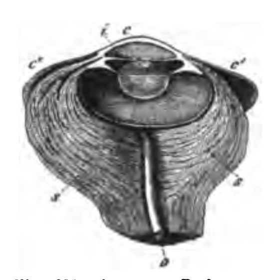


Fig. 299. Auge von Balaena mysticetus. Horizontalschnitt. (Nach W. Sömmering.)

Die Chorioïdea setzt sich aus mehreren Schichten zusammen, die im Ganzen mit den vom Menschen bekannten übereinstimmen. Vorne bildet sie die faltigen, bei Selachiern und Ganoïden (Stör) wenig entwickelten, bei den meisten Teleostiern fehlenden Ciliarfortsätze und setzt sich von da als Iris fort, die mit ihrem Innenrande die verschieden gestaltete Pupille begrenzt.

Eine eigenthümliche Modification der Chorioïdea bildet das Tapetum lucidum, welches eine meist grünliche oder bläuliche, metallisch schimmernde Stelle von verschiedener Ausdehnung vorstellt und bald durch Gruppen nadelförmiger Krystalle in den Zellen der Tapetenschichte (Selachier), bald durch ein faseriges Gewebe (carnivore Säugethiere und Wiederkäuer) dargestellt wird. Sie bedingt das Leuchten der Augen im Dunkeln.

Ein der Chorioïdea der Fische äusserlich anliegender Gefässplexus stellt die sogenannte Chorioïdealdrüse vor. Am vorderen Abschnitt der Chorioïdea bildet eine muskulöse Schichte den als Ligamentum ciliare bekannten Ring. Von da aus setzt sich die Muskulatur in die Iris fort, in der radiäre und circuläre Fasern vorkommen. Bei Fischen, Amphibien und Säugethieren besteht diese Muskulatur aus glatten Fasern; aus quergestreiften bei Reptilien und Vögeln.

Die der Chorioïdea angelagerte **Retina** erstreckt sich bis zum Anfange des Ciliarkörpers nach vorne, auf letzterem wird sie abortiv. In ihr findet der Sehnerv seine Ausbreitung und Endigung. Die Vertheilung der Sehnervenfasern nimmt die innerste, vom Glaskörper nur durch eine dünne Membran getrennte Schichte der Retina ein. Dann folgen mehrfache verschieden gebaute Straten, bis endlich eine aus stäbchen- und zapfenförmigen Gebilden zusammengesetzte Schichte, die Stäbchenschichte, den Abschluss bildet. Diese den Stäbchen des Auges der Wirbellosen ähnlichen Endapparate sind also hier der Oeffnung des Auges abgekehrt, und dadurch unterscheidet sich das Wirbelthierauge von den Sehwerkzeugen der Wirbellosen in einem sehr wesentlichen Punkte, der bei der Beurtheilung verwandtschaftlicher Beziehungen nicht ausser Acht bleiben darf.

Mit der Entstehung der secundären Augenblase hängt die Bildung eines besonderen Organes zusammen, welches von der Uebergangsstelle des Sehnerven in die Retina in den Glaskörper eindringt, und ohne directe Verbindung mit der Chorioïdea einen gefässhaltigen, dunkel pigmentirten Fortsatz vorstellt. Ein solcher findet sich als Processus falciformis im Auge mancher Teleostier (Fig. 296 *p*). Das bei manchen Fischen durch eine Schichte glatter Muskelfasern ausgezeichnete Ende bietet eine an den hinteren Theil der Linsenkapsel befestigte Anschwellung (Campanula Halleri). Diese Fortsatzbildungen bestehen in etwas modificirter Weise auch im Auge der Reptilien und Vögel. Bei Eidechsen kommt eine kolbig verdickte, den Rand der Linsenkapsel erreichende Falte vor, die auch Wiederholungen mehrerer Falten neben sich haben kann (Fig. 297 *p*). Im Auge der Crocodile ist dieses Gebilde wenig entwickelt. Bei den Vögeln ist es durch Vermehrung der Falten ausgezeichnet, und wird als »Kamm« unterschieden (Fig. 298 *p*). Bei manchen Schwimm- und Stelzvögeln erreicht es die Linsenkapsel. Bei den Struthionen ist das Ende des Kammes beutelartig erweitert (Marsupium). Dem Apteryx fehlt er ebenso wie den Säugethieren. Damit stehen Verschiedenheiten in der Eintrittsstelle des Sehnerven in Zusammenhang, die je nach der Ausdehnung der Basis dieses Fortsatzes verschieden weit sich nach der Seite zu erstreckt.

Hinsichtlich der **Linse** ist die nach den Medien wechselnde Form bemerkenswerth. Sehr gross und vollkommen sphärisch erscheint die Linse der Fische, auch bei Amphibien wiederholt sich die runde Gestalt und bei den im Wasser lebenden Säugethieren, indess sonst, wie bei Reptilien und Vögeln, mehr abgeplattete Formen, allerdings in verschiedenen Abstufungen, bestehen. Durch die Befestigung der Linse an den Ciliartheil der Chorioïdea wird der Binnenraum des Auges in einen vorderen und hinteren Raum geschieden. Den hinteren füllt der Glaskörper, der vordere, zwischen Vorderfläche der Linse und Cornea liegende ist häufig auf einen minimalen Abschnitt beschränkt. Ihn füllt der Humor aqueus.

§ 399.

Mit dem Auge stehen Hilfsorgane in Verbindung, theils zur Bewegung, theils zum Schutze des Bulbus dienend. Die Bewegungen des Augapfels werden allgemein durch sechs Muskeln vermittelt. Von diesen sind vier als gerade, zwei als schiefe zu unterscheiden. Sie sind bei den Myxinoïden rückgebildet. Die geraden sind bei vielen Teleostiern in Anpassung an ihre durch bedeutenderes Volum des Bulbus bedingte Länge in einen Canal an der Schädelbasis eingebettet. Ihr Ursprung ist ziemlich weit hinter der Austrittsstelle des Opticus, erst in den höheren Abtheilungen werden Beziehungen zu dieser Stelle erlangt. Zu den vier geraden Augenmuskeln kommt bei Amphibien und Reptilien noch ein den Bulbus rückziehender Muskel. Dieser erhält sich auch bei den meisten Säugethieren und zerfällt in mehrere, von der Eintrittsstelle des Sehnerven in die Orbita zum Bulbus tretende Abschnitte (bei Carnivoren in vier). Von den beiden vorne an der medialen Orbitalwand entspringenden Obliqui geht der obere bei den Säugethieren eine Aenderung ein. Er hat nämlich seinen Ursprung mit den geraden Augenmuskeln gemein, und sendet die Endsehne durch eine Gelenkrolle im Winkelverlaufe zum Bulbus.

Von den Schutzorganen des Auges sind die Augenlider Duplicaturen des Integumentes. Die innere Lamelle dieser Falten ist eine Fortsetzung der auf den Bulbus sich erstreckenden Conjunctiva, die am Rande ins äussere Integument übergeht. Solche Augenlidbildungen bestehen bereits bei Fischen. Zwei wenig vorragende und bewegliche Duplicaturen erscheinen bei Selachiern als Andeutungen eines oberen und unteren Augenlides, und bei manchen Haien ist noch eine am vorderen Augenwinkel entstehende dritte Duplicatur vorhanden, die vor die Aussenfläche des Bulbus gezogen werden kann (Nickhaut). Ganoïden und Teleostier besitzen nur die unbeweglichen Falten oder auch nur Andeutungen davon, und dann meist als vorderes und hinteres Augenlid unterschieden. Am häufigsten geht das Integument glatt an die Cornea über. Eine derartige Verbindungsweise zeigt sich auch bei den Perennibranchiaten und Derotremen. Manche Salamandrinen und die Mehrzahl der ungeschwänzten Amphibien sind mit horizontal gelagerten Augenlidern versehen, von welchen das untere beweglichere als Nickhaut fungirt.

Bei den Reptilien und Vögeln ist nicht nur die Nickhaut, sondern auch ein oberes und unteres bewegliches Augenlid vorhanden. Bei manchen Sauriern (Ascalabotae) und den Schlangen werden Augenlider als eine ringförmige Falte angelegt, die weiter vorwachsend schliesslich eine vor dem Auge liegende pellucide Membran bilden, welche die Cornea von aussen gänzlich abschliesst. Der circulären Anlage dieser Bildung entspricht das kreisförmige Augenlid der Chamäleonten. Für die horizontalen Augenlider wie für die Nickhaut besteht ein Muskelapparat. Während die beiden horizontalen Augenlider bei Säugethieren fortbestehen, ist die

Nickhaut Rückbildungen unterworfen. Sie besitzt wie die beiden anderen Augenlider eine Knorpellamelle als Stütze. Meist ist sie auf eine am vorderen (inneren) Augenwinkel liegende Falte reducirt, die bei den Primaten als Plica semilunaris ihre ursprüngliche Bedeutung aufgegeben hat.

Ein den Augenlidern zugetheilter Drüsenapparat kommt erst bei Amphibien und Reptilien zur Sonderung. Eine unter der Nickhaut ausmündende Drüse (Harder'sche oder Nickhaut-Drüse) kommt bei Reptilien und Vögeln und ebenso bei Säugethieren vor, wo sie am inneren Winkel der Orbita gelagert ist; den Primaten fehlt sie. Ihr Secret ist ein von dem der Thränendrüsen verschiedenes.

Die am äusseren Augenwinkel gelagerten Thränendrüsen erscheinen erst bei den Reptilien, von geringerer Grösse als die Harder'sche Drüse, und verhalten sich in dieser Weise auch bei den Vögeln. Eine grössere Ausdehnung besitzen sie bei Schildkröten und Säugethieren (mit Ausnahme der Cetaceen), deren Thränendrüse aus einem Complexe einzelner, meist in grössere Massen gruppirter Drüsen besteht.

Für das unter das obere Augenlid abgesonderte Secret dieser Drüsen bildet sich ein besonderer Abführweg in die Nasenhöhle. Ein solcher durch eine Epithelialwucherung an der Oberfläche des Kopfes sich anlegender Canal kommt schon bei Amphibien vor. Bei den Amnioten steht die Anlage des Thränennasenganges mit der Entwickelung des Gesichtes in Zusammenhang. Die zwischen dem Oberkieferfortsatze und dem äusseren Nasenfortsatze durch die Differenzirung dieser Theile gebildete, von der Gegend des inneren Augenwinkels gegen den Rand der Nasengrube führende Rinne, wird mit der Ausbildung jener Fortsätze mehr vertieft (Thränenrinne) und bald von ihren Rändern überwachsen, so dass sie einen Canal vorstellt, der nach Entstehung der Nasenhöhle in letztere, und zwar unterhalb der unteren Muschel ausmündet. Bei Reptilien (Lacerta) findet die Mündung gegen die Choanen statt. Am inneren Augenwinkel scheidet sich dieser Thränencanal in mehrere Thränencanälchen, von denen eine grössere am unteren Augenlide liegende Anzahl (3—8) bei Crocodilen, eine geringere (2) bei Vögeln und Säugethieren besteht.

Hörorgane.

§ 400.

Das nur bei den Acrania vermisste Hörorgan der Wirbelthiere nimmt gleichfalls seine Entstehung aus dem Ectoderm, und wird während der ersten Embryonalperiode als eine in der Höhe des Nachhirns nach innen sich erstreckende Wucherung angelegt. Ein solch' oberflächliches, somit die Endigungen eines Hautnerven tragendes Organ muss als der Ausgangspunkt der hochgradigen, sehr frühzeitig eingeleiteten Sonderung gelten. Aus der ersten Anlage geht ein nach aussen communicirendes Bläschen hervor, welches allmählich sich abschnürt (Fig. 300) und mit

der Differenzirung der knorpeligen Schädelkapsel von deren hinterem seitlichen Abschnitte umschlossen wird. Die primitive Otocyste ist die Anlage eines complicirten Hohlraumsystemes, in dessen Wänden der



Fig. 300. Entwickelung des Labyrinthes beim Hühnchen. Senkrechte Querschnitte der Schädelanlage. *A* Labyrinthgrube. *rl* Labyrinthbläschen. *c* Anlage der Schnecke. *lr* Recessus labyrinthi. *csp* Hinterer Bogengang. *cse* Aeusserer Bogengang. *vj* Jugularvene. (Nach Reissner.)

Acusticus mit Endapparaten in Verbindung steht. Aus ihm entsteht das häutige Labyrinth. Die es umgebenden Schädeltheile bilden das knorpelige oder knöcherne Labyrinth.

Der einfachste Zustand des Labyrinthes findet sich bei den Cyclostomen. Von dem primitiven Bläschen hat sich bei Myxinoiden eine an zwei Stellen mit ihm in Zusammenhang bleibende Strecke gesondert, die einen halbkreisförmigen Canal bildet, und so das ganze Labyrinth ringförmig erscheinen lässt. Die Petromyzonten bieten zwei dieser Canäle dar, jeder mit einer ampullenartigen Erweiterung beginnend, der übrige Theil des Labyrinthbläschens bildet den »häutigen Vorhof« (Vestibulum), an dem eine besondere Ausbuchtung als Anlage einer neuen Differenzirung auftritt. Bei den Gnathostomen kommt es noch zur Bildung eines dritten Canals, so dass von nun an drei halbkreisförmige Canäle in den Vorhof münden.

Bei der Einsenkung des Labyrinthbläschens bleibt die stielartige Verbindung bei Selachiern auf dem Schädeldache offen und schwillt unter dem Integumente zu einem Saccus endolymphaticus an. Sie entspricht dem Recessus labyrinthi (Ductus endolymphaticus), der bei Teleostiern bis zum Schädeldach emporsteigt, und mancherlei Umbildungen eingehen kann. Dahin hat man die Ausdehnung dieses Theiles zu einem das Gehirn bei Urodelen bedeckenden, bei Anuren auch an die Basis gelangenden Schlauches gerechnet. Schlangen und Eidechsen besitzen ihn bis zum Schädeldache gelangend, bei Embryonen mit Kalkkrystallen erfüllt und gleichfalls Erweiterungen bietend. Ausserhalb des Schädels mit Erweiterungen versehen findet er sich bei Phyllodactylus, wo er in die Halsgegend sich erstrecken kann. Der Zusammenhang dieser Bildungen mit dem primitiven Stiele der Otocyste wird in Abrede gestellt, so dass der Recessus labyrinthi eine selbständige Einrichtung vorstellt. Die meisten dieser Verhältnisse bedürfen jedoch genauerer Prüfung. Bei den Vögeln besteht derselbe (*r. l*) nur vorübergehend als offener Raum, ähnlich auch bei den Säugethieren, wo er später den sogenannten Aquae-

ductus vestibuli bildet. Vorhof und Bogengänge sind bei allen Fischen von beträchtlicher Grösse, bei Selachiern und Dipnoï vollständig von den Schädelwandungen umgeben, während bei Teleostiern der mediale Theil frei in die Schädelhöhle sieht (Fig. 301). Von den drei Bogengängen sind zwei, ein vorderer (*e*) und ein hinterer (*d*), in der Richtung von mehr



Fig. 301. Gehörorgan von *Cyprinus carpio*. *a* Vestibulum membranaceum. *b* Ampulle des hinteren und äusseren halbkreisförmigen Canales. *c* Vereinigter vorderer und hinterer Canal. *d* Hinterer, *e* vorderer, *f* Canalis sinus imparis. *g* Sinus auditorius impar. *h* Claustrum. *i k l* Kette der Verbindungsknöchelchen. *m n* Schwimmblase. *o* Luftgang. *p q r s* Dornfortsätze der ersten Wirbel. Die Zahlen bezeichnen die einzelnen Schädelknochen. 1 Occipitale basilare, 2 laterale. 3 4 Occipitale superius. 6 Petrosum. 7 Scheitelbein. 10 Alisphenoid. 11 Frontale. (Nach E. H. WEBER.)

oder minder senkrechten sich kreuzenden Ebenen gelagert, ein dritter, äusserer, liegt in einer mehr horizontalen Ebene, und ist am hinteren Schenkel mit einer Ampulle versehen. Die beiden senkrechten besitzen ein gemeinsames Einmündestück (*c*) in den Vorhof und an den beiden anderen Enden Ampullen.

Der Vorhof des Labyrinthes sondert sich schon bei den Fischen in mehrere Abschnitte. Ein oberer steht mit den Bogengängen in unmittelbarem Zusammenhange (Utriculus, Alveus communis), sowie mit dem unter ihm gelegenen Sacculus. Sacculus und Utriculus enthalten Otolithen von constanter, nach den Abtheilungen wechselnder Form, oft ansehnlicher Grösse. Sowohl an der Wand beider Räume als auch an den Ampullen der Bogengänge findet der Uebergang von Acusticus-Aesten im Endapparate statt, in den Ampullen liegen sie auf einer Querleiste (Crista acustica), in den Säckchen bilden sie die Maculae acusticae.

Von zahlreichen Modificationen sind Verbindungen des häutigen Vorhofes mit der Schwimmblase bemerkenswerth; die Einrichtung selbst kommt auf verschiedene Art zu Stande, findet sich am einfachsten bei einigen Percoïden und Sparoïden, wo der Vorhof sich zu durchbrochenen, nur membranös geschlossenen Stellen des Schädels fortsetzt, an welche Verlängerungen der Schwimmblase sich anlegen. Complicirter gestalten sich die Verhältnisse bei vielen Familien der Physostomen. Bei Cyprinoïden erstreckt sich der Sacculus (*a*) nach hinten, um sich mit dem der anderen Seite durch einen Sinus impar zu verbinden. Aus letzterem tritt jederseits ein häutiges Säckchen (Atrium sinus imparis) zu einer am hinteren Schädelabschnitte gelegenen Oeffnung, welche zum Theile von einem Kno-

chenstückchen verschlossen wird. Dieses verbindet sich durch Bandmasse mit einer Reihe verschieden geformter Knochenstückchen (*i*, *k*, *l*) von welchen das letzte und grösste dem vorderen Ende der Schwimmblase (*m*) angeheftet ist. Diese Knöchelchen sind Umbildungen von Rippen, und bilden eine continuirliche Kette zwischen dem Vorhofe und der Schwimmblase. In anderer Weise ausgeführte Verbindungen mit der Schwimmblase besitzen Siluroïden und Clupeïden.

§ 401.

Das Labyrinth tritt von den Amphibien an im Umfang gegen die bei Fischen gegebenen Dimensionen bedeutend zurück. Relativ ansehnlich ist es noch bei den Amphibien, am wenigsten umfänglich bei Säugethieren. Verschiedenheiten liegen theils in der Art der Verbindung der beiden Vorhofsräume, des Utriculus und Sacculus, untereinander, sowie in dem Verlaufe der vom Utriculus entspringenden Bogengänge. Von den letzteren kann der hintere sich mit dem äusseren kreuzen (Vögel).

Dem mehr gleichartigen Verhalten des geschilderten Abschnittes des Labyrinthes gegenüber stellt sich ein erst in den höheren Abtheilungen selbständig entfalteter Theil, der bei den Säugethieren nach seiner Gestalt als Schnecke (Cochlea) bezeichnet wird und von den unteren Abtheilungen her eine continuirliche Reihe allmählicher Differenzirungen nachweisen lässt. Bei Fischen findet sich hievon eine Spur in einer meist unansehnlichen Ausbuchtung des Sacculus. Sie führt bei den Selachiern viele kleine Otolithen, bei Teleostiern einen grösseren (Asteriscus). Bei den Amphibien ist diese Ausbuchtung des Sacculus selbständiger geworden, ohne die Verbindung verloren zu haben und liegt noch nach hinten gerichtet.

Einen weiteren Schritt der Differenzirung zeigt dieser die Endigung eines Acusticuszweiges tragende Theil bei Reptilien und Vögeln, wo die ihn bildende Ausbuchtung (Fig. 300. *C. D. E. c*) als ein kurzer Kegel von der medialen Labyrinthwand mit dem anderseitigen convergirend abwärts gerichtet ist. Mit etwas aufgetriebenem Ende stellt es die »Lagena« vor. Unter den Säugethieren erscheint dasselbe Organ nur bei den Monotremen noch auf jener Stufe, die es bei den anderen durchläuft, indem es in einen spiralig gewundenen Canal auswächst. Anfänglich nur von einer Verlängerung des Vorhofs (Sacculus) gebildet, treten an ihm besondere Differenzirungen auf, indem jener vom Sacculus ausgehende Canalis cochlearis nur durch einen engeren Abschnitt (Canalis reuniens) mit dem Sacculus verbunden bleibt (Fig. 302). Das auf diese Weise selbständiger gewordene Organ wird auf seinem Verlaufe von zwei Seiten her von lymphatischen Hohlräumen umlagert, die es auf seinen Windungen begleiten und an der Kuppel der Schnecke in einander übergehen. Der eine ist mit dem knöchernen Vorhofe verbunden, der andere an seinem Beginne davon abgeschlossen und steht nur mittelbar, eben durch jene Communication

am Ende der Schnecke, mit dem Vorhofsraum in Zusammenhang. Somit sind drei Räume in der Säugethierschnecke unterscheidbar, von denen aber nur einer, der Ductus cochlearis, mit dem Vorhofslabyrinthe in Verbindung steht. Die beiden andern bilden die Scalae: die Sc. vestibuli, und Sc. tympani. Beide Scalae umfassen den nach der Peripherie der Windungen gelagerten Schneckengang, an dessen Boden die Endapparate des Schneckennerven (Corti'sches Organ) sich ausbreiten. Da die Scalae als Lücken in dem den Ductus cochlearis begleitenden Gewebe auftreten, so sind sie den Räumen gleich, welche zwischen den häutigen Bogengängen und ihren knöchernen Wandungen, oder auch zwischen häutigem und knöchernem Vorhofe sich bilden, und mit der Perilymphe erfüllt sind.

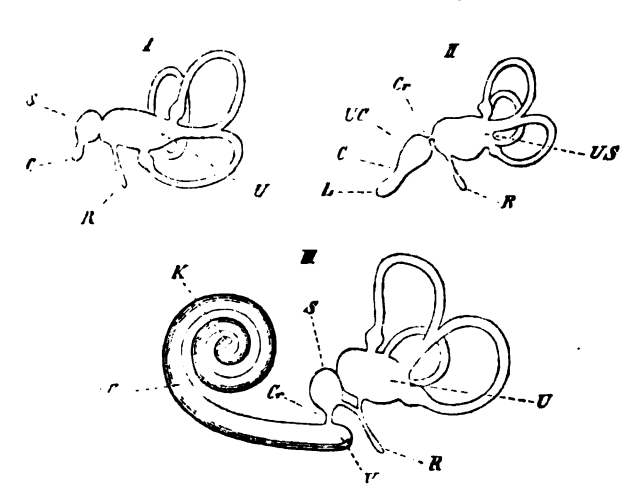


Fig. 302. Schemata zur Erläuterung des Labyrinthes. *I* Fisch. *II* Vogel. *III* Säugethier. *U* Utriculus. *S* Sacculus. *US* Utriculus u. Sacculus. *Cr* Canalis reuniens. *R* Recessus labyrinthi. *UC* Anfangstheil der Schnecke. *C* Schnecke. *L* Lagena. *K* Kuppelblindsack. *C* Vorhofsblindsack des Schneckencanals. (Nach WALDEYER.)

In dem an der Aussenfläche des Craniums liegenden Theile der Wandung des knöchernen Labyrinths treten von den Amphibien an Lücken auf, welche eine auf verschiedene Weise zu Stande kommende Communication mit anderen dem Gehörorgane sich zufügenden Einrichtungen gestatten. Eine solche Durchbrechung des knöchernen Vorhofs bildet die stets durch einen plattenförmigen Skelettheil verschlossene Fenestra ovalis. Eine zweite erst bei den Reptilien bestehende, an die Ausbildung der Schnecke geknüpfte Oeffnung (Fenestra rotunda) liegt durch eine Membran verschlossen in der Wand der Scala tympani.

Beide Einrichtungen stehen mit dem Auftreten äusserer Leitapparate in Zusammenhang.

RETZIUS, G., Anatom. Untersuch. I. Stockholm 1872. — HASSE, C., Anatomische Studien. Leipzig 1870—1873.

§ 402.

An das Hörorgan schliessen sich allmählich andere Theile als Hilfsorgane an, die ursprünglich keinerlei Beziehung zu diesem Sinnesorgane

besitzen. Die erste, bei Selachiern und Ganoïden als »Spritzloch« fortbestehende Kiemenspalte tritt von den Amphibien an in nähere Beziehung zum Labyrinthe. Indem sie an dessen Wand vorüberzieht, gestaltet sie sich zu einem Hohlraume, der an seinem weiteren, medial von der Labyrinthwand begrenzten Abschnitte die Paukenhöhle, an dem in die primitive Mundhöhle führenden Stücke die Tuba Eustachii vorstellt. An den Zustand des Spritzloches erinnert die anfänglich bestehende offene Communication von aussen nach innen. Dann bildet sich jedoch ein Verschluss der Spalte, der zu verschiedenen Zuständen führt. Bei den Cöcilien und Urodelen bleibt die Spalte durch darüber sich lagernde Muskeln geschlossen, so dass eine Paukenhöhle fehlt. Die Anuren schliessen sich mit einer Abtheilung hier an (Pelobatiden), bei welcher nur Andeutungen einer Ausstülpung der Rachenhöhlenschleimhaut vorkommen. Dagegen setzt sich diese Ausstülpung bei den meisten Anuren weiter fort, und führt in eine Paukenhöhle, welche nach aussen durch das Trommelfell abgeschlossen wird. Bei den Reptilien fehlt den Schlangen und Amphisbänen die Paukenhöhle, die bei Chamäleo jedoch des Trommelfelles entbehrt, während diese Theile den übrigen Reptilien wie den Vögeln zukommen.

Die inneren Oeffnungen der Eustachischen Tuben sind bei Crocodilen und Vögeln in einen gemeinsamen Canal vereint, wie es unter den Amphibien bei Pipa der Fall ist.

Die mit der knöchernen Labyrinthwand in Verbindung tretenden Theile des Visceralskelets setzen den Apparat der Gehörknöchelchen zusammen, deren Homologien für die einzelnen Classen noch nicht festgestellt sind. Den ersten Abschnitt bildet ein die Fenestra ovalis verschliessendes, bei den Urodelen entweder plattes oder mit einem stielartigen Fortsatz versehenes Knöchelchen (Operculum). Bald ist dasselbe knorpelig und sein Stiel knöchern (Siredon), bald trifft sich das umgekehrte Verhalten (Menopoma). Beide Theile sind bei den Cöcilien verknöchert. Aehnlich verhalten sich die Schlangen (Eurystomata), bei denen ein Knochenstückchen (Columella) sich zum Quadratbein erstreckt.

Beim Auftreten eines Trommelfells geht die Columella mit diesem eine Verbindung ein, indem deren knorpeliges, häufig durch Fortsätze eigenthümlich gestaltetes Ende in jenes sich einsenkt. Die Auskleidung der Paukenhöhle umfasst dann einen Theil der Columella, und lässt letztere in verschiedenem Grade in der Paukenhöhle gelagert erscheinen. Diese Einrichtungen beginnen mit den Anuren, und finden bei Sauriern, Cheloniern, Crocodilen und Vögeln eine weitere Ausbildung. Mit zwei Schenkeln verbindet sich der Stab der Columella mit seiner Platte bei einigen Vögeln (Dromaeus), während er sonst einfacher ist oder gegen die Platte zu nur eine Verbreiterung aufweist.

Für die Säugethiere haben die Verhältnisse der Columella gleichfalls noch ihre Geltung, mit der Modification jedoch, dass sie sich niemals direct ans Trommelfell befestigt. Sie ist zum Stapes geworden, dessen Gestalt bei Monotremen und manchen Beutelthieren noch an die Columella erin-

nert. Bei den monodelphen Säugethieren waltet die Spaltung in zwei die Platte tragende Schenkel vor. Die anderen Gehörknöchelchen sind der mit dem Stapes verbundene Ambos, und der Hammer, der sich mit einem stielartigen Fortsatze dem Trommelfell einfügt. Was vorher einfacher, durch die Columella allein, wird hier durch sie und zwei andere Knochen bewerkstelligt: eine Verbindung des Tympanum mit der Fenestra ovalis. Auch diese »Kette« von Gehörknöchelchen ist wenigstens zum grossen Theil in die Paukenhöhle gelagert, indem die vom Rachen her durch die Tuba sich fortsetzende Schleimhautauskleidung sie überzieht, Die Paukenhöhle selbst erhält jedoch eine andere Beziehung, da sie ausser der von der Labyrinthwand gebildeten Umgrenzung vorzüglich noch durch das Os tympanicum gebildet wird, welches als Rahmen für das Tympanum auftrat.

§ 403.

Aus einer Fortsetzung der Ränder der ersten Kiemenspalte geht das äussere Ohr hervor. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln fehlen derartige Theile entweder vollständig, oder sie bestehen nur als vereinzelte, aus Anpassungen verschiedener Art entstandene Einrichtungen. So bildet bei Crocodilen eine Hautfalte einen Deckel über dem Trommelfell, und auch bei den Eulen erscheint eine bewegliche häutige Klappe. Schon bei den Sauriern kommt das Trommelfell tiefer zu liegen, und so entsteht ein kurzer »äusserer Gehörgang«. Verschieden von diesem ist der äussere Gehörgang der Säugethiere, indem gerade sein tieferer Theil vom Tympanicum gebildet wird. Daran schliesst sich das äussere Ohr, welches mit knorpeliger Grundlage in einen engen knorpeligen Gehörgang übergeht. Es fehlt den Monotremen. Die »Ohrmuschel« bietet zahlreiche Modificationen, theils in der Gestaltung, theils in den Beziehungen zu einem sie bewegenden Muskelapparate. Ausser den, auch beim Menschen zuweilen noch sehr leistungsfähigen Muskeln, welche das gesammte äussere Ohr bewegen, finden sich noch Muskeln an dem Knorpel der Muschel selbst, welche theilweise, freilich als rudimentäre Organe, noch dem Menschen zukommen. Einer grösseren Rückbildung erliegt dieses äussere Ohr bei den im Wasser lebenden Säugethieren. Reducirt bei Otaria, ist es bei anderen Pinnipediern ganz geschwunden, und ebenso bei Sirenen und Walfischen.

Darmcanal.

§ 404.

Der Darmcanal der Wirbelthiere bildet ein unterhalb des Axenskeletes verlaufendes Rohr, an welchem zwei Hauptabschnitte sehr frühzeitig sowohl morphologisch als physiologisch gesondert erscheinen. Der vorderste Abschnitt steht unmittelbar mit der Leibeswand im Zusammenhang, und fungirt von Kiemenspalten durchsetzt als Athmungsorgan, indem an den

zwischen den Spalten liegenden, Blutgefässe tragenden Bogen respiratorische Apparate zu Stande kommen. Dieser Abschnitt gehört somit nicht ausschliesslich den Verdauungsorganen an, wenn er auch zur Einführung von Nahrung verwendet wird. Er stellt eine Athemhöhle vor, von deren Grunde erst der zweite Abschnitt als Nahrungscanal im engeren Sinne beginnt, durch die Pleuroperitonealhöhle von der Leibeswand gesondert. Diese beiden Abschnitte des Darmrohrs haben die Wirbelthiere mit den Tunicaten gemein. Bei den Acrania umfasst die respiratorische Vorkammer des Darmrohrs einen sehr ansehnlichen Abschnitt, der ähnlich wie bei den Ascidien einen grossen Theil des Körpers vorstellt. Bei den Cranioten empfängt dieser Raum eine allmähliche Beschränkung, er behält zwar respiratorische Bedeutung, aber mancherlei andere Organe finden in ihm eine Sonderung; zum grossen Theile stellen sie Hilfsorgane für die Nahrungsaufnahme vor.

Respiratorische Vorkammer (Kopfdarm).

§ 405.

Dieser Abschnitt erscheint bei Amphioxus in seinem vordersten Theile gegen den die Mundöffnung tragenden Raum durch einen Wimperapparat abgegrenzt und ebenda befindet sich eine Anzahl beweglicher Fortsätze, welche gegen das Lumen gerichtet werden und dadurch das Eindringen von Fremdkörpern verhindern. Die nahezu zwei Fünftheile der Gesammtlänge einnehmende Vorkammer (Fig. 303 *d*) ist an ihren Wandungen von einer grossen Anzahl schräg stehender Spalten durchbrochen, wodurch ein complicirtes Gitterwerk entsteht, dessen Stützen bereits oben (S. 492) erwähnt sind. Das durch die Mundöffnung (*a*) eingenommene Wasser gelangt durch die Spalten anfänglich direct nach aussen. Da aber zwei seitliche Hautfalten allmählich über die spaltentragende Fläche ventralwärts sich fortsetzen und dort sich unter einander verbinden, so entsteht ein das Wasser ausleitender, durch einen besonderen Porus (*c*) ausmündender Peribranchialraum. Wir wollen hier erinnern, dass etwas ähnliches auch bei Ascidien sich einleitet (§ 310). Es wäre aber irrig, darin eine morphologisch gleichartige Einrichtung wahrzunehmen. In

Fig. 303. Amphioxus lanceolatus 2½ mal vergrössert. *a* Mundöffnung von Cirren umgeben. *b* Afteröffnung. *c* Abdominalporus. *d* Kiemensack. *e* Magenartiger Abschnitt des Darms. *f* Blinddarm. *g* Enddarm. *h* Leibeshöhle. *i* Chorda dorsalis, unter welcher fast in der ganzen Länge die Aorta verläuft. *k* Aortenbogen. *l* Aortenherz. *m* Anschwellungen der Kiemenarterien. *n* Hohlvenenherz. *o* Pfortaderherz. (Nach QUATREFAGES.)

den Wandungen der Spalten verbreitet sich ein Gefässnetz, das da vorbeiströmende Wasser besorgt die Athmung, die Spalten fungiren als Kiemenspalten, und die gesammte Cavität stellt functionell eine Kiemenhöhle vor.

Zu diesem Verhalten kommen noch manche Eigenthümlichkeiten, z. B. die asymmetrische Anordnung des Kiemengitters und die Unabhängigkeit desselben von der Körpermetamerie, woraus eine bedeutende Verschiedenheit des ganzen Apparates von dem der Cranioten entspringt.

Die von der Kiemenhöhle eingenommene Körperstrecke entspricht einem Kopfe, da die zu ihr sich begebenden Nerven bei den Cranioten aus dem Nachhirn hervorgehen. In dieser Beziehung repräsentirt die Kiemenhöhle einen Kopfdarm. Die nutritorische wie respiratorische Bedeutung desselben lässt an ihm mancherlei Differenzirungen entstehen, die theils für die Wirbelthiere eigenthümlich, theils als aus niederem Zustande ererbte Einrichtungen sich darstellen. Zu den letzteren gehört ausser den Kiemenspalten die an der ventralen Fläche der Kiemenhöhle sich bildende Bauchrinne (Hypobranchialrinne), die in ähnlichem Verhalten wie bei den Tunicaten (vergl. S. 424) den Larven der Petromyzonten eigen ist, eine von gewulsteten Rändern eingefasste rinnenartige Vertiefung (Fig. 304. *h*) vorstellend. Bei Amphioxus ist diese Bildung

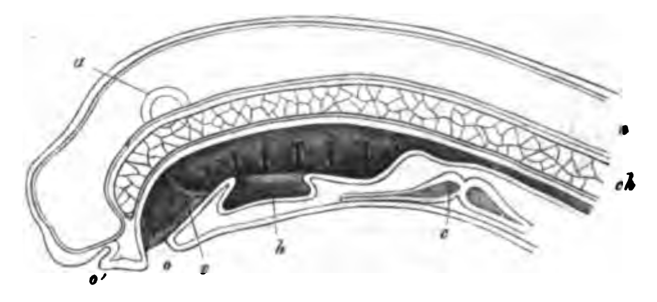


Fig. 304. Senkrechter Medianschnitt einer Petromyzonlarve. *o* Mund. *v* Velum. *h* Hypobranchialrinne. *n* Rückenmark. *ch* Chorda. *a* Otocyste. *c* Herz. (Nach einer Zeichnung von Calberla.)

gleichfalls vorhanden. Ihr in zahlreichen Umbildungsstadien verbreitetes Vorkommen bei allen Cranioten bringt diese sowohl unter sich in näheren Zusammenhang, wie sie auch für deren verwandtschaftliche Beziehungen zu Tunicaten ein nicht abzuweisendes Zeugniss ablegt. (Vergl. § 416).

Kiemen.

§ 406.

Bei den Cranioten ist allgemein eine bedeutende Minderung der Zahl der Kiemenspalten und damit entsprechend auch der Bogen des Kiemenskeletes zu beachten. Diese Erscheinung darf als Rückbildung

einer ursprünglich, ähnlich wie bei Amphioxus, grösseren Zahl dieser Gebilde aufgefasst werden, und findet in der Ausbildung der das respiratorische Gefässnetz tragenden Flächen eine Compensation. Diese Ausbildung äussert sich in der Entfaltung von Kiemen, wodurch die bei den Acrania auf zahlreiche Bogengebilde vertheilten Blutgefässe auf kleinere Strecken beschränkt, und damit auf eine geringere Zahl jener Bogen geordnet sind. Der wesentliche Charakter der Kiemenbildung liegt auch hier in einer gegen das die Respiration besorgende Medium gerichteten Oberflächenvergrösserung, die entweder durch Blättchen oder durch cylindrische Fortsätze geschieht. Solche das reicher entfaltete respiratorische Blutgefässnetz umschliessende Theile besetzen in mannichfaltiger Ausbildung die Kiemenbogen. In einem eigenthümlichen an den Befund von Amphioxus wenig sich anschliessenden Verhalten treten uns die bezüglichen Organe der Cyclostomen entgegen, bei denen der früheste Zustand am meisten an die Gnathostomen sich anschliesst, da die Kiemenspalten noch einfache Durchbrechungen der Leibeswand sind (Fig. 304). Sie differenziren sich zu Röhren, deren mittlerer Theil unter Erweiterung seines Raumes eine Kiementasche (Fig. 305 *br*) vorstellt. Von der Wand der Kiementaschen erheben sich die Kiemenblättchen als blättrige Falten, in denen das respiratorische Gefässnetz sich ausbreitet. Jede Kiementasche steht durch einen »inneren Kiemengang« mit dem Anfangsstücke des Darmrohrs in Verbindung. Nach aussen leitet ein äusserer Kiemengang (*br'*). In dem Verhalten dieser beiden, von jeder Kiementasche entspringenden Canäle bestehen manche Verschiedenheiten. Der innere Kiemengang mündet entweder für sich am Darmrohre nach innen (Bdellostoma, Myxine) (Fig. 305), oder alle vereinigen sich in ein unter dem Darm verlaufendes medianes Athmungsrohr, welches, vorne mit dem Darmrohr verbunden, den einzelnen Kiementaschen Wasser zuführt (Petromyzon). Die äusseren Kiemengänge kommen entweder einzeln an der Seite des Körpers zur Ausmündung (Bdellostoma, Petromyzon), oder sämmtliche Gänge einer Seite vereinigen sich in einen hinter dem Kiemenapparate liegenden



Fig. 305. Athmungsorgan von Myxine glutinosa von der Bauchseite. *o* Oesophagus. *i* Innere Kiemengänge. *br* Kiementaschen. *br'* Aeussere Kiemengänge, die sich zu einem gemeinschaftlichen bei *s* ausmündenden Kiemengange jederseits vereinigen. *c* Ductus oesophago-cutaneus. *a* Vorhof des Herzens. *v* Herzkammer. *a. b* Kiemenarterie, an jede Kieme einen Ast abgebend. *d* Seitenwand des Leibes nach aussen und rückwärts umgeschlagen. (Nach JOH. MÜLLER.)

Porus branchialis (*s*), wobei linkerseits noch ein besonderer, aus der Speiseröhre kommender Canal (Ductus oesophago-cutaneus) (*c*) hinzutritt (Myxine). Diese verschiedenen Formen lassen sich aufeinander zurückführen und sowohl für das Verhalten der inneren als auch der äusseren Kiemengänge ist jener Zustand als der ursprüngliche zu erachten, welcher die directe Verbindung der respiratorischen Vorkammer mit der Körperoberfläche vermittelt. Dagegen ist die Bildung des Athmungsrohrs, wie auch die Vereinigung der äusseren Kiemengänge das Ergebniss einer späteren Differenzirung.

§ 407.

Bei den Fischen stehen die Kiementaschen in engerer Beziehung zum Skelet. Die hier auftretenden Erscheinungen berechtigen zum Schlusse, dass jeder Bogen des ursprünglichen Kiemenskelets Kiemen trug. Der obere Theil des ersten Bogens (Kieferbogen) ist hiervon nicht ausgenommen, wie aus der grossen Verbreitung einer Kieme an der bei vielen Selachiern vorhandenen, zwischen dem ersten und zweiten Bogen (Kieferbogen und Zungenbeinbogen) gelegenen Oeffnung, dem sogenannten Spritzloch, hervorgeht. Auf den eine rückgebildete Kiementasche darstellenden Spritzloch-Canal folgen die eigentlichen Kiementaschen, in der Regel fünf, selten sechs bis sieben (Notidaniden). Die Wand der ersten wird vorn vom Zungenbeinbogen, hinten vom ersten, d. h. dem dritten primitiven Kiemenbogen gestützt, und so verhalten sich ähnlich die übrigen Taschen. Bei allen erstreckt sich ein von dem inneren Kiemenskelet ausgehendes, von Knorpelstrahlen gestütztes Septum (*s*) nach aussen und dient als Hinterwand einer vorhergehenden, als Vorderwand einer nachfolgenden Tasche. Wie die Taschen mit spaltförmigen, von den knorpeligen Kiemenbogen begrenzten Oeffnungen mit der Rachenhöhle communiciren, so münden sie andererseits mit ebenso vielen Spalten an der Seite des Körpers, bei den Rochen auf der ventralen Fläche aus. An den Wandungen der Kiementaschen liegen die Reihen der Kiemenblättchen, von denen im embryonalen Zustande fadenförmige Verlängerungen, als äussere Kiemen, nach aussen hervortreten. Solche fehlen auch dem Spritzloch nicht. An der letzten Kiementasche ist nur die vordere Wand mit einer Kieme versehen (Fig. 306 *A*).

Aus diesem Verhalten sind die Kiemeneinrichtungen der Ganoïden, und davon jene der Teleostier abzuleiten. Die Spritzlochkieme, die im ausgebildeten Zustande der Selachier nicht mehr respiratorisch fungirt, erleidet zunächst die bedeutendsten Rückbildungen. Bei einigen ein Spritzloch besitzenden Ganoïden (z. B. Acipenser) ist die Kieme zur Pseudobranchie umgewandelt, deren Polypterus und Amia entbehren. Den Knochenfischen scheint sie zu fehlen, oder verlor alle Aehnlichkeit mit einer Kieme.

Die am Zungenbeinbogen angebrachte vordere Kiemenblättchenreihe der Selachier kommt unter den Ganoïden als respiratorisch fungirende

Kiemendeckelkieme gleichfalls noch vor (Acipenser, Lepidosteus). Ebenso besteht sie während der embryonalen Stadien der Teleostier, allein hier nur in vergänglicher Weise. Bald besteht sie aus einer am Kiemendeckel befestigten kurzen Blättchenreihe, bald ist sie an die Schädelbasis gerückt, zuweilen unter der Schleimhaut verborgen. Auch in diesem Zustande können noch knorpelige Stäbchen rudimentär in ihr vorkommen. Bei noch weiterer Rückbildung erscheint sie als ein drüsenartiges, aus einzelnen Läppchen zusammengesetztes Gebilde (Esox).

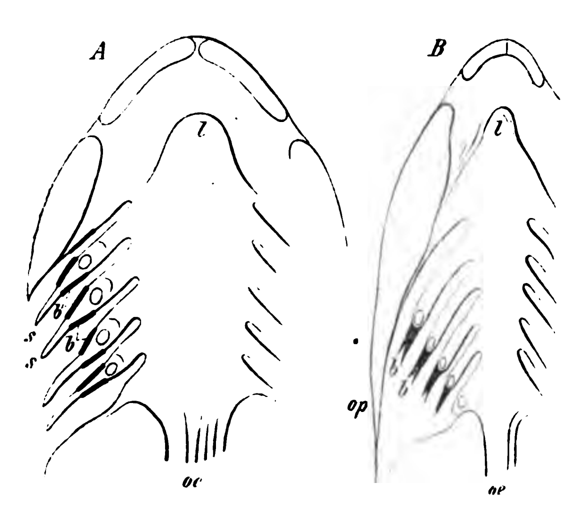


Fig. 306. Horizontalschnitt durch die Kiemenhöhle *A* von Scyllium, *B* von Barbus. Der Boden dieser Höhle ist sichtbar. *l* Zunge. *oe* Speiseröhre. *s* Septa der Kiementaschen. *b* Kiemen. *op* Kiemendeckel.

Mit dem gänzlichen Verluste des äusseren Kiemenskeletes ist das bei den Selachiern von jedem inneren Kiemenbogen entspringende Septum geschwunden oder auf einen schmalen Saum reducirt. Dadurch kommen die Reihen der Kiemenblättchen bei Ganoïden und Teleostiern in unmittelbare Beziehung zu den betreffenden Kiemenbogen und werden sich demnach in zwei Reihen (Fig. 306 *B b*) an allen zwischen zwei Kiementaschen verlaufenden Bogen vorfinden. Die vordere Kiemenblättchenreihe am Kiemenbogen eines Teleostiers oder Ganoïden entspricht somit der Kieme an der hinteren Wand der Kiementasche eines Selachiers, und die hintere Blättchenreihe einer Teleostierkieme der vorderen Kieme in der Kiementasche eines Selachiers.

Diese Beziehungen lassen sich in folgendem Schema ausdrücken, wobei *b* die indifferenten Zustände der Kiemenblattreihen, *B* ihre in den einzelnen Abtheilungen differenzirte Anordnung ausdrücken soll. β bedeutet eine in eine Nebenkieme umgewandelte Kiemenblättchenreihe.

Selachier:	β	B^1		B^2		B^3		B^4		B^5
Ganoïden (Stör, Lepidosteus)	β	b	b	b	b	b	b	b	b	b
u. Teleostier:	—	β'	B^1		B^2		B^3		B^4	

Durch Rückbildung der Kiementaschen-Septa wird der gesammte Kiemenapparat compendiöser, hat daher die Ausdehnung auf den Anfang der Rumpfregion, die er bei Selachiern aufwies, verloren, und lagert aus-

schliesslich an der Schädelbasis. Während aber jedes vorspringende Septum (*A. s*) für die nächstfolgende Kiementasche ein Schutzorgan bildete, wird bei Chimären, Ganoïden und Teleostiern ein solches von einem einzigen Bogen, nämlich vom Zungenbeinbogen, geliefert, dessen Integument nach hinten zu auswachsend die sämmtlichen Kiemen bedeckt und bei Ganoïden wie Teleostiern in den Opercularapparat und die Membrana branchiostega mit ihren verschiedenen Stützorganen sich ausbildete (§ 354) (*B op*).

§ 408.

Gewöhnlich sind bei den Teleostiern vier Bogen mit Kiemenblättchen besetzt, der vierte Bogen nur mit einer einzigen Reihe, oder es bestehen nur drei Blättchen tragende Bogen. Mit dem Schwinden der Blättchen am vierten, sowie der hinteren Blättchenreihe am dritten Bogen schliesst sich in der Regel die vierte Kiemenspalte. Von den Modificationen der Blättchen selbst mögen die quastenförmigen Kiemen der Lophobranchier hervorgehoben werden. Eine Umbildung der Kiemenbogen erscheint in einzelnen Abtheilungen der Teleostier aus einer auf das Zurückhalten von Wasser im Kiemenapparate abzielenden Anpassung ableitbar. Hieher gehören die Organe der Labyrinthobranchia; Modificationen einzelner Kiemenbogen oder Kiemenbogenglieder bilden gewundene, lamellenartige Vorsprünge, durch welche ein über den Kiemen gelegener Abschnitt hergestellt wird (Anabas, Polyacanthus). Ein anderer Apparat kommt bei manchen Clupeiden vor, und besteht aus einem spiralig gewundenen, als Ausstülpung der oberen Rachenschleimhaut erscheinenden Schlauche (Kiemenschnecke). Dieser hängt meist mit dem oberen Gliedstücke des vierten Kiemenbogens zusammen und enthält in seinen Wandungen Fortsätze dieser Skelettheile (Heterotis, Lutodeira, Meletta u. a.). Ferner gehören hierher dendritisch verzweigte Fortsätze von Kiemenbogen, die in besonderen Verlängerungen der Kiemenhöhle geborgen noch ein respiratorisches Gefässnetz tragen (Heterobranchus, Clarias).

Gleichfalls mit der respiratorischen Bedeutung dieser Räumlichkeit stehen Ausbuchtungen der auskleidenden Schleimhaut in Zusammenhang. So erstreckt sich bei Saccobranchus jederseits ein langer Schlauch von der Kiemenhöhle bis in die Seitenrumpfmuskeln, und bei Amphipnous geht jederseits hinter dem Kopfe ein solcher Sack hervor, dessen Eingangsöffnung oben über der ersten Kiemenspalte liegt. Beide Bildungen enthalten respiratorische Gefässnetze.

§ 409.

Aeussere Kiemen sind als Integumentgebilde den Vertebraten ursprünglich fremd, wie denn die sog. äussern Kiemen der Selachierembryonen nichts anderes sind, als verlängerte, zur Kiemenspalte hervortretende Fäden innerer Kiemen. Aber es können Kiemen auch zur Oberfläche gelangen, und sogar wie Integumentfortsätze sich ausnehmen. Dahin gehören

Befunde bei Jugendzuständen von Polypterus, dann das Verhalten einer Kieme von Protopterus, und allgemein die Kiemen der Amphibien. Die letzteren erscheinen als zwei bis drei Paare verästelter Fortsätze, welche von ebenso vielen Kiemenbogen entspringen. Bei den Perennibranchiaten bleibt dieser Apparat in Function. Bei den übrigen Amphibien (Caducibranchiaten) gehen diese äusseren Kiemen verloren, um bei den ungeschwänzten Amphibien, denen sie nur während einer kurzen Periode zukommen, einer Entfaltung kürzerer innerer Kiemen Platz zu machen. Eine von vorn nach hinten wachsende Membran deckt die Kiemen und lässt äusserlich eine einzige Ausfuhr-Oeffnung bestehen. Durch ferneres Auswachsen kommen die beiderseitigen Oeffnungen einander näher, um zu einer einzigen ventral zusammen zu treten.

Mit der Beendigung des Larvenstadiums trifft die inneren wie die äusseren Kiemen der Derotremen und Salamander eine Rückbildung, und die Kiemenspalten schliessen sich bei letzteren wie bei den Anuren ganz, indess bei den Derotremen jederseits eine Spalte übrig bleibt.

Nach Verlust der Kiemen wird die die respiratorische Vorkammer darstellende Kiemenhöhle zur primitiven Mundhöhle, in deren Begrenzung übrigens wesentlich dieselben Theile wie vorher zu finden sind.

Kiemenspalten und Gaumen der Amnioten.

§ 410.

Als eine wohl von kiemenbesitzenden Stammältern ererbte Einrichtung erhalten sich auch bei den Amnioten die Schlundwand durchsetzende Spalten während gewisser Embryonalperioden. Das Auftreten dieser wie es scheint auf die Vierzahl beschränkten Kiemen- oder Visceralspalten erfolgt von vorne nach hinten, doch so, dass mit dem Erscheinen der letzten, an den vorderen meist schon Veränderungen eingetreten sind. Allmählich erleiden sämmtliche eine Rückbildung, und verschwinden gänzlich, bis auf die erste, welche in Theile des mittleren und äusseren Ohres sich umgestaltet (vergl. oben § 402).

Indem schon mit der Rückbildung der embryonalen Kiemenspalten die Verbindung mit den Anamnia sich lockert, tritt durch eine Differenzirung der primitiven Mundhöhle eine neue Eigenthümlichkeit auf. Sie führt zur Bildung der secundären Nasenhöhle und der secundären Mundhöhle. Der dahinter gelegene, nicht in diesen Vorgang mit eingezogene Rest der primitiven Mundhöhle stellt den Pharynx vor. Das bei den Amphibien breite, beide Nasenhöhlen trennende Ethmoïdalknorpelstück wächst bei den Amnioten zu einer dünnen senkrechten Lamelle aus (Fig. 307 *e*), der Nasenscheidewand. Zum Theile bleibt diese knorpelig, zum Theile gehen knöcherne Gebilde an und aus ihr hervor, deren beim Kopfskelete gedacht ward.

Eine zweite Veränderung entsteht durch horizontale Leisten oder Fortsätze, die vom Oberkieferfortsatze des ersten Bogens ausgehen und allmählich eine, die primitive Mundhöhle in zwei Etagen theilende Platte (Fig. 307. *p*), den Gaumen, entstehen lassen. Dieser bildet für den oberen Raum, die Nasenhöhle (*n*), den Boden, für den unteren (*m*) das Dach. Indem die Nasenscheidewand diese Gaumenplatten erreicht, sondert sie zwei Nasenhöhlen von einander, und in jede mündet nunmehr der Nasencanal aus, dessen äussere Oeffnung mit jener der Nasenhöhle zusammenfällt. Die durch die Gaumenplatte von der Mundhöhle, durch die senkrechte Nasenscheidewand von einander getrennten hinteren Oeffnungen der Nasenhöhlen, Choanae, münden in den Pharynx ein.

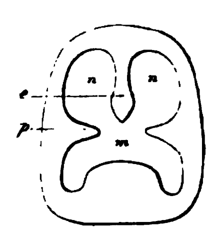


Fig. 307. Schematische Darstellung der Sonderung der primitiven Mundhöhle in Nasenhöhle *n*, *n* und secundäre Mundhöhle *m*. *p* Gaumenplatten. *c* Nasenscheidewand.

Das Verhalten dieser Gaumenplatten repräsentirt sehr verschiedene Stadien. Bei Schlangen, Sauriern und Vögeln ist jener Scheidungsvorgang minder vollständig, die Choanen erscheinen als eine Längsspalte, indem die Gaumenfortsätze nur vorne einander erreichen, nach hinten zu aber von einander getrennt bleiben. Zuweilen sind die Choanen bei Vögeln getrennt und dann bedeutend schmal. Bei den Crocodilen sind sie am weitesten nach hinten gerückt, wie bei den Säugethieren öffnen sie sich nicht mehr in die secundäre Mundhöhle, sondern in den Pharynx. Dieser giebt durch die gleichfalls in ihn einmündenden, aus der ersten Visceralspalte hervorgegangenen Tubae Eustachii als ein der ursprünglich respiratorischen Vorkammer angehöriger Abschnitt sich kund.

Den Gaumen stützen bei Reptilien und Vögeln Skeletgebilde (s. oben), bei den Säugethieren wird der hintere Theil durch Weichtheile fortgesetzt, welche das »Velum palatinum« bilden.

Nasenhöhle.

§ 411.

Während die Nasenhöhlen schon durch den vom Gaumen besorgten Abschluss von der Mundhöhle an Länge gewinnen, trägt hiezu noch die Ausdehnung des Gesichtstheiles des Kopfes nicht wenig bei, so dass sie in Länge wie in Höhe sich entfaltend, zu bedeutenden Räumen werden. Nur an ihrem oberen und hinteren Abschnitte findet die Endigung des Olfactorius statt (Regio olfactoria), während der untere und vordere vorwiegend als Luftweg dient, und damit zu den Athmungsorganen Beziehungen empfängt (Regio respiratoria). So zeigt sich denn auch die ganze Sonderung der Nasenhöhle in Connex mit der Ausbildung der Lungen, und deren höherem functionellem Werthe. Die Oberflächenvergrösserung des Binnenraums

nimmt mannichfache Gestaltungen an. Immer betheiligt sich daran die vom Primordialcranium gebildete laterale Wand der Nasenhöhle, deren lamellenartige, gefaltete und gewundene Vorsprünge die Muscheln (Conchae) sind.

Den Reptilien kommt nur eine Muschel zu, die von einem mit der äusseren Nasenöffnung beginnenden Vorhofe aus meist in horizontaler Lagerung nach hinten zieht, und bei den Schildkröten wenig, am meisten bei den Crocodilen entfaltet ist. Diese Muschel findet sich bei den Vögeln in grosser Mannichfaltigkeit. Bald ist sie einfach (Tauben), bald durch Einrollung complicirter (Raubvögel), oder sie kann auch in mehrfache Lamellen sich spalten (Strauss). Vor und unterhalb dieser Muschel kommt ein muschelartiges Gebilde im Zusammenhang mit der Nasenscheidewand vor und dadurch von den stets lateralen Muschelbildungen unterschieden. Diese Pseudoconcha scheidet der Vorhof der Nase vom innern Nasenraume.

Eine andere Vorsprungsbildung liegt über der Muschel, in der Regel am oberen blinden Ende der Nasenhöhle, und entspricht einer Einbuchtung der Nasenhöhlenwand durch einen luftführenden Sinus. Auf diesem den Tauben fehlenden Vorsprunge endet ein Theil des Olfactorius. Bei den Säugethieren werden drei Muscheln unterschieden. Die untere entspricht der einzigen Muschel der Reptilien und Vögel und bietet zahlreiche Verschiedenheiten durch Ramification und mannichfache Windungen ihrer Lamellen, z. B. bei Carnivoren (am complicirtesten bei Lutra und Phoca). Am wenigsten entwickelt sind diese Muscheln bei manchen Beutelthieren (Macropus, Phascolomys), dann bei den Affen (am einfachsten bei den Platyrhinen) und beim Menschen. Eine Rückbildung der Nasenhöhle unter Verlust ihrer olfactorischen Bedeutung hat bei den Walthieren stattgefunden. Die auf der oberen Schädelfläche befindliche äussere Oeffnung führt in einen senkrecht absteigenden durch die Nasenscheidewand getheilten Canal, der durch einen Schliessmuskel von der Rachenhöhle abgeschlossen werden kann und von Muschelbildungen keine Spur aufweist.

§ 412.

Der Nasenhöhle gehören accessorische Apparate an. Solche sind:

1) Nebenhöhlen der Nase. Diese entstehen durch Wucherung der Nasenschleimhaut in Theile der festen Wandung. Sie treten zuerst bei den Crocodilen auf, wo sich in der seitlichen Nasenhöhlenwand ein mit der Nasenhöhle communicirender Hohlraum findet. Bei Vögeln sind Verbindungen der Nasenhöhle mit Räumen benachbarter Knochen sehr verbreitet. Bei den Säugethieren communicirt die Nasenhöhle mit einer Anzahl in verschiedenen Knochen des Schädels liegender Höhlen, von denen die Sinus frontales hervorzuheben sind. Es sind im Stirnbein liegende, bald einfache, bald in kleinere Abschnitte getrennte Cavitäten, die bei Wiederkäuern mächtiger entwickelt sind. Andere Communicationen finden mit der Höhle des Keilbeins statt, sehr entwickelt z. B. beim Ele-

phanten, wo die Hohlräume sich sogar durch Scheitel- und Schläfenbeine bis in die Condylen des Occipitale erstrecken. Endlich bestehen auch Verbindungen zwischen der Nasenhöhle und dem Oberkiefer, den Sinus maxillaris bildend, der bei Beutelthieren und Wiederkäuern, sehr beträchtlich bei Einhufern entfaltet ist. Bei Primaten minder umfangreich, fehlen sie den meisten Carnivoren, den Edentaten und Nagern.

2) Drüsen. Ausser den der Nasenschleimhaut im Allgemeinen zukommenden drüsigen Gebilden stehen noch grössere Drüsen mit der Nasenhöhle im Zusammenhang. In entwickelterem Zustande können sie auch ausserhalb der Nasenhöhle Platz nehmen. Solche Nasendrüsen finden sich schon bei Amphibien, dann bei Schlangen, auch bei Eidechsen und den Crocodilen, bei den ersteren äusserlich dem Oberkiefer anliegend, bei den letzteren in eine Höhle des Oberkiefers eingeschlossen. Eine bald auf den Stirnbeinen, bald auf den Nasenbeinen gelegene äussere Nasendrüse ist auch bei Vögeln vorhanden. Unter den Säugethieren ist eine lateral gelagerte Drüse gleichfalls verbreitet, wenn sie auch in manchen Ordnungen fehlt.

3) Jacobson'sches Organ. Dies ist ein am Boden der Nasenhöhle meist im Anschluss an das Septum nasale liegender, am Gaumen mit der Mundhöhle communicirender, aber gegen die Nasenhöhle abgeschlossener Canal, dessen Wandung an einem mannichfach gestalteten Vorsprunge die Endigungen einiger am Septum herablaufender Olfactoriuszweige trägt. Bei Schlangen und Eidechsen wird der Canal theilweise vom Vomer umschlossen, und bei den Säugethieren sind diese Organe mehr in die Länge gestreckt und setzen sich als Stenson'sche Gänge durch die Canales incisivi zur Gaumenfläche fort, vorzüglich bei Wiederkäuern und Nagern ausgebildet (§ 396).

Mundhöhle.

§ 413.

Mit der durch die Gaumenbildung eingeleiteten Scheidung der primitiven Vorkammer des Darmrohres in die Nasenhöhle und die Mundhöhle wird eine Anzahl der primitiven Einrichtung zukommender Organe der Mundhöhle zugetheilt, indess andere erst als spätere Gebilde sich darstellen. Zu ersteren gehören die Zähne, die Zunge und mancherlei Drüsenorgane. Als neu entstandenes Gebilde erscheint der weiche Gaumen oder das Gaumensegel, welches erst bei den Säugethieren auftritt. Dieser muskulöse Apparat bildet die hintere Grenze der Mundhöhle, die er vom Pharynx scheidet. Eine mediane Verlängerung des Gaumensegels stellt das Zäpfchen vor, eine wie es scheint erst den Primaten zukommende Einrichtung.

Die vordere und seitliche Begrenzung der Mundhöhle bilden bei Reptilien und Vögeln die vom Integumente überkleideten Kieferränder

mit den diesen zukommenden Hartgebilden. Bei Eidechsen und Schlangen stellt das Integument längs des Kieferrandes wulstartige Lippen vor. Bei den Säugethieren tritt mit Ausnahme der Monotremen das Integument von den Kieferrändern ab, und überkleidet eine von den Kiefern entspringende, complicirte Muskelschichte, welche die Grundlage der Lippen bildet und dieselben beweglich erscheinen lässt. Dadurch entsteht ein vor der Mundhöhle liegender Raum, Vestibulum oris. Dessen seitliche Abschnitte erscheinen als Wangenhöhle, und stellen, grosser Dehnbarkeit fähig, bei vielen Säugethieren taschenartige Ausstülpungen (Backentaschen der Nager und Affen) her.

Organe der Mundhöhle.

§ 414.

Von den Organen der Mundhöhle sind die zum Ergreifen und zu Zerkleinerung der Nahrung dienenden Hartgebilde mannichfacher Art. Ein Theil davon entsteht durch Verhornung von Epithelzellen. Die saugnapfartig gestaltete Mundöffnung der Cyclostomen (Fig. 308) ist mit solchen Hornzähnen besetzt, deren auch noch an einem zungenartigen Organe dieser Thiere vorkommen. Aehnliche Belege der Kieferränder bestehen auch bei Amphibien, theils im Larvenzustande als vorübergehende Bildungen durch zahlreiche dicht nebeneinander gestellte Zähnchen gebildet (Anuren), theils bleibend bei Siren.



Fig. 308. Mundöffnung von Petromyzon marinus mit den »Hornzähnen«. (Nach Heckel und Kner.)

Etwas verschieden von diesen Horn-Zahnbildungen sind die ausgedehnteren Hornbelege der Kieferränder der Schildkröten, Vögel und Monotremen, im Zusammenhange mit dem Mangel wirklicher Zähne compensatorische Einrichtungen darstellend. Wie auch diese Gebilde zur Zerkleinerung der Nahrung dienen, so haben sie doch nichts mit den echten Zahnbildungen zu thun, sind reine Epidermoïdalgebilde. Hieher gehören auch die Barten der Wale.

Die wahren Zähne sind das Product der Mundschleimhaut, an deren Bildung sowohl die Bindegewebsschichte wie das Epithel betheiligt ist. Bei den Selachiern stimmen sie in Bau wie Genese vollkommen mit den Hautzähnchen überein, mit denen auch grosse äussere Aehnlichkeiten bestehen, so dass bei der Continuität der Matrix beider, sowie bei der vielen Selachiern zukommenden Verbreitung derselben Integumentschüppchen über andere Strecken der Mundhöhlenwand, eine primitive Gleichartigkeit der Zähne mit jenen Schüppchen erschlossen werden kann. Die auf den Kieferrändern sich entwickelnden Zähne erscheinen dem-

gemäss nur als voluminöser gestaltete, häufig auch sonst differenzirtere Gebilde derselben Art, wie sie im Integumente vorkommen. Im Gegensatz zu letzteren sind ihre Veränderungen aus Anpassung an neue Functionen erklärbar, deren erste Entstehung wohl mit der Differenzirung des primitiven Kieferbogens zeitlich zusammenfiel. Die Ausbreitung dieser selben Gebilde in der primitiven Mundhöhle wird aus der Entstehung der letzteren durch eine von aussen her erfolgende Einstülpung verstanden.

Die Anlage aller Zähne erfolgt im Wesentlichen auf die gleiche Weise, die bereits oben (S. 447) bei den Hautzähnchen der Selachier angegeben ward. Die bindegewebige Zahnpapille lässt aus einer epithelartigen Oberflächenschichte (Odontoblasten) das Zahnbein hervorgehen, auf welchem eine Epithelschicht den Schmelz absetzt. Bei oberflächlicher Bildung der Zähne sind jene Schichten mit denen der benachbarten Schleimhaut continuirlich. Wo die Zahnanlage in die Schleimhaut eingesenkt ist, bildet sich eine in diese einwachsende Epithelwucherung (Schmelzleiste), von welcher der die Zahnpapille überziehende Theil sich abschnürt und das Schmelzorgan bildet. Zu diesen zwei Substanzen kommt als dritte die sogenannte Cement- oder Knochenschichte.

Wie die Verbreitung der Zähne in der Mundhöhle und ihre Anlagerung an das Knorpelskelet der Wandung zur Entstehung von Knochen führt, ist oben (S. 474) erwähnt. Diese Knochen leiten sich von zahntragenden Platten ab, daher kann jeder derselben Zähne tragen. Bei Ganoïden und Teleostiern finden sich so, ausser an den Kieferstücken, Zähne an den Palatina, an Vomer, Parasphenoïd, endlich an Zungenbein und Kiemenbogen. Von den Kiemenbogen ist es meist der hinterste, der auf einfache Platten reducirt durch Zähne ausgezeichnet ist (Schlundzähne, Fig. 256. *VI*). An den oberen Gliedern der Kiemenbogen sind Zähne in grosser Verbreitung vorhanden.

Bei den Amphibien finden sich noch an Gaumenbein und Vomer Zähne, seltener am Parasphenoïd; Gaumenzähne und Zähne am Pterygoïd bestehen bei den Reptilien nur bei Schlangen und Eidechsen, während bei den Crocodilen die Zahnbildung wie bei den Säugethieren auf die Kieferknochen beschränkt ist.



Fig. 309. Schema für die Anlage der Zähne. Von der Epithelschicht senkt sich ein Fortsatz in die Schleimhaut, und bildet über je einer Papille (*p*) ein Schmelzorgan *e*.

Bei den Selachiern sind sie theilweise beweglich, in Serien verschiedenen Alters angeordnet. Bei den meisten Fischen behalten sie die oberflächliche Lagerung, und wo festere Verbindungen zu Stande kommen, gehen diese aus Verwachsung mit den betreffenden Skelettheilen hervor. Solches trifft sich

auch bei den Amphibien, deren erste Zahnbildungen mit ihren Basen verschmelzend die betreffenden Knochen entstehen lassen. Bei den Reptilien entstehen die Zähne wie die späteren Zahnbildungen der Amphibien, selbständig, bald als blosse Anlagerungen (pleurodonte Saurier), bald finden Einsenkungen der sich entwickelnden Zähne in die betreffenden Kieferstücke statt. Bei einem Theile der Saurier sind die Zähne dem Kieferrande angefügt (acrodonte Saurier). Bei Geckonen und Schlangen, stets aber bei den Crocodilen, werden die sich bildenden Zähne von den Kieferrändern theilweise umwachsen und somit in Alveolen gebettet. Bei den Säugethieren besteht ein ähnlicher Vorgang. Eine in die Schleimhaut des Kieferrandes einwachsende Epithelialmasse umschliesst kappenförmig eine Papille, auf welcher die erste Zahnanlage erfolgt; indem diese follikelartige Bildung vom Kiefer umwachsen wird, nimmt der Zahn seine ganze Differenzirung innerhalb des Kiefers, um erst mit seiner allmählichen Ausbildung die Schleimhaut zu durchbrechen, von welcher das ihn erzeugende Säckchen sich abgeschnürt hatte.

Die Gestaltung der Zähne bietet ausserordentlich verschiedene Verhältnisse, so dass von breiten plattenartigen Gebilden bis zu langen und feinen stachelartigen Formen alle Uebergangszustände bestehen; besonders bei den Fischen herrscht diese Mannichfaltigkeit. Grössere Gleichartigkeit in der äusseren Gestalt bieten die Zähne der Amphibien, die wenigstens bei den lebenden Formen meist einfach konisch gestaltet sind, oder spärliche Zacken besitzen. Unter den Reptilien bieten die Saurier grössere Differenzen, auch theilweise die Schlangen, bei denen eine Abtheilung eine Verbindung gewisser Zähne mit einem besonderen Giftdrüsenapparate besitzt. Konische Form der Zähne herrscht auch bei den Crocodilen, bei welchen unter den bereits gebildeten Zähnen stets neue, von den älteren bedeckte entstehen.

Den Vögeln fehlen die Zähne. Da aber fossile Formen, die Odontornithen (Ichthyornis, Hesperornis), erkannt sind, deren Kiefer einen Zahnbesatz trug, ist der Mangel eines Gebisses bei den gegenwärtig lebenden als ein erst innerhalb der Klasse erworbener anzusehen.

Unter den Säugethieren tritt eine grössere Verschiedenheit der einzelnen Zähne hervor, so dass das gesammte Gebiss mannichfache Zahnformen einschliesst. Diese theilen sich wieder in verschiedene Leistungen bei der Bewältigung der aufzunehmenden Nahrung und bieten zahlreiche, nach der Art der Nahrung wechselnde Eigenthümlichkeiten; nur bei den Delphinen bleibt der niedere Zustand der Gleichartigkeit aller Zähne fortbestehen, und bei den Balaenen erfolgt nur eine Anlage von Zähnen, die in den Alveolarhöhlen sogar wieder rückgebildet werden.

Ein Wiederersatz der verbrauchten und dann ausfallenden Zähne wird bei den Fischen durch fortgesetzte, neben den alten auftretende Neubildungen eingeleitet. Die Zahnbildung wird damit zu einem durch das ganze Leben des Thieres fortlaufenden, sich stets erneuernden Vorgange. Auch bei den Amphibien und Reptilien treffen wir gleichfalls

Folgen von Zähnen, so dass continuirliche Neubildung das Gebiss vollständig erhält. Dieser Vorgang beschränkt sich bei den meisten Säugethieren auf einen nur einmaligen Wechsel, indem das erste Gebiss (Milchzahngebiss) durch ein zweites und an Zähnen reicheres ersetzt wird (Diphyodontes). Eines solchen Zahnwechsels entbehren die Cetaceen (Monophyodontes). Bei den Beutelthieren ist das diphyodonte Verhalten nur rudimentär, indem es sich auf jeder Kieferhälfte auf einen einzelnen Zahn beschränkt. Aehnliches bietet sich auch bei manchen Anderen (Elephas, Halicore), sowie auch die Nagethiere sich hier anreihen lassen. Dadurch verbinden sich beide Reihen und der Zahnwechsel der Säugethiere kann als ein Vorgang betrachtet werden, der aus einem den Ausgang bildenden polyphyodonten Zustand sich entwickelt hat.

TOMES, CH. S., Manual of dental anatomy, human and comparative. London 1876. Deutsch von HOLLAENDER. Berlin 1877.

§ 115.

Ein zweites Organ der Mundhöhle bildet die Zunge. Bei den Fischen ist sie meist ein durch den Schleimhautüberzug des Zungenbeinkörpers gebildeter, flacher, nur mit dem gesammten Kiemenskelet beweglicher Vorsprung, welcher wie andere Skelettheile der Wand jenes Binnenraumes häufig einen Zahnbesatz trägt. Eine selbständige Muskulatur tritt in diesem Organe erst bei den Amphibien auf, wo es als ein dickes, bei vielen sogar vorstreckbares Gebilde erscheint. Es ist bei Pipa und Dactylethra nicht ausgebildet. Meist ist nur das vordere Ende mit dem Boden der Mundhöhle verbunden, und das hintere erscheint in zwei Lappen ausgezogen als der beweglichere Theil. Eine muskulöse Zunge besteht gleichfalls bei den Reptilien, bei Schlangen und Eidechsen aus einer besonderen Scheide hervorstreckbar. Das Epithel der meist schmalen Zunge bildet in der Regel Schuppen und Höcker an der oberen Fläche, und das vordere Ende zieht sich in zwei dünne Spitzen aus (Fissilingues) (Fig. 310. *z*). Breit und flach ist die Zunge der Schildkröten und besonders der Crocodile. Bei den Vögeln ist das vordere Ende der Zunge in der Regel von einer verhornten Epithelschichte bedeckt, zuweilen sogar mit seitlichen Widerhaken (Spechte)

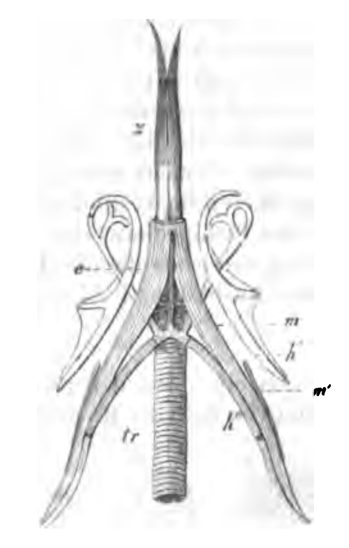


Fig. 310. Zungenbeinapparat mit Zunge und Luftröhre von Varanus. *e* Medianes Stück des Zungenbeins. *h'* Vorderes, *h''* hinteres Zungenbeinhorn. *m m'* Muskeln. *tr* Trachea. *z* Zunge.

oder feinen Borsten besetzt (Tukane), und nur bei Papageien bildet die Zunge ein massiveres fleischiges Organ. Unter den Säugethieren finden wir die Zunge durch bedeutendere Entwickelung der Muskulatur von beträchtlichem Volum und zugleich bezüglich ihres Schleimhautüberzuges mit zahlreichen Differenzirungen von Papillen. Die Function des Organs ist in hohem Grade an der Nahrungsaufnahme betheiligt. Bei manchen Prosimii und Chiropteren, auch bei platyrhinen Affen findet sich unterhalb der Zunge ein zuweilen sogar doppelter Vorsprung, die sogenannte Unterzunge.

Mit der Mundhöhle verbundene Drüsenapparate entwickeln sich von der Schleimhaut der Mundhöhle aus, um dann bei voluminöserer Ausbildung und Lagerung ausserhalb der Schleimhaut nur ihre Ausführgänge dort einzusenken. Sie können somit als mächtiger entwickelte Drüsen der Schleimhaut betrachtet werden. Derartige grössere Drüsen sind bei Amphibien am Gaumen zwischen den Nasenkapseln gelagert, und können bedeutender ausgedehnt auf den Schädel sich erstrecken (Intermaxillardrüsen). Bei den Reptilien sind die längs der Kieferränder gelagerten Lippendrüsen zu nennen (Schlangen und Eidechsen). Ein mächtigeres Drüsenorgan bildet die Giftdrüse der Schlangen, die wohl ebenso aus einer Modification einfacher Drüsen hervorging. Bei den Schildkröten kommt ein unter der Zunge gelagertes Drüsenpaar vor, welches man als Speicheldrüsen ansieht. Aehnliche Gruppen einzelner Drüsen besitzen auch die Eidechsen. Solche grössere, zur Bildung einer Mundhöhlenflüssigkeit beitragende Drüsen finden sich neben den an verschiedenen Stellen vertheilten, constant bei Vögeln und Säugethieren vor, und werden als Glandulae submaxillares, sublinguales und Parotides unterschieden. Letztere münden bei den Vögeln im Mundwinkel aus, bei den Säugethieren im Vestibulum oris. Den Cetaceen fehlen diese Drüsen und bei den Pinnipediern sind sie gering entwickelt. Ihren bedeutendsten Umfang erreichen die drei Drüsenpaare bei Pflanzenfressern mit überwiegender Ausbildung bald des einen, bald des anderen Paares.

§ 416.

Als eines aus der primitiven Kopfdarmhöhle sich differenzirenden Organes ist noch der Hypobranchialrinne und ihrer Derivate Erwähnung zu thun (vergl. S. 565). Amphioxus besitzt sie in der Länge der Kiemenhöhle. Unter den Cyclostomen ist sie nur noch während des ersten Larvenzustandes von Petromyzon beobachtet (Fig. 304 *h*). Da sie nicht längs der ganzen Kiemenhöhle sich erstreckt, scheinen im Vergleiche zu den Tunicaten schon Reductionen vorzuliegen. Mit der Differenzirung

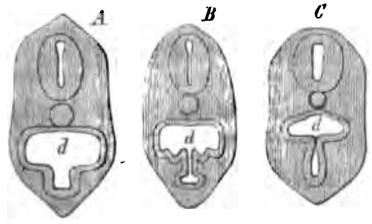


Fig. 311. Querschnitte durch den Körper junger Petromyzonlarven zur Demonstration der Bauchrinne. *d* Kiemenhöhle. (Nach CALBERLA.)

des als Zunge fungirenden Organs tritt die Rinne fernere Rückbildungen ein, und geht in einen allmählich vom oberen Raume sich abschnürenden Canal über (Fig. 311), der endlich sich vollständig trennt. Beim ausgebildeten Thiere verwandelt er sich in einen vom zweiten bis vierten Kiemensackpaar sich erstreckenden Complex mit Epithel ausgekleideter Follikel, und bildet damit ein, in physiologischer Beziehung räthselhaftes Organ, die Gl. thyreoïdea (Schilddrüse).

Bei den Gnathostomen kommt es nicht mehr zur Bildung einer längere Zeit bestehenden Rinne, vielmehr schnürt sich an der homologen Stelle ein Fortsatz der Kopfdarmhöhle ab und bildet einen unpaaren von Epithel ausgekleideten Follikel. Unter allmählicher Sprossung löst sich dieser in eine Summe einzelner Follikel auf, die durch Bindegewebe vereinigt bleiben. Bei Fischen liegt das Organ wenig weit von seiner Bildungsstätte entfernt am vorderen Ende des Kiemenarterienstammes zwischen diesem und der Copula des Zungenbeinbogens. Bei den Amphibien findet man die Thyreoïdea in der Kehlgegend als paariges Knötchen (unpaar bei Proteus) an der inneren Fläche der hinteren Zungenbeinhörner, zuweilen in mehrfache Gruppen vertheilt. Unpaar, dicht vor den Aortenbogen liegend, erscheint sie bei den Reptilien, paarig dagegen bei Vögeln (Fig. 312 *t*) in der Nähe des Ursprungs der Carotiden. In beiden Abtheilungen entfernt sie sich somit weit von der ersten Bildungsstätte, was durch das Zurücktreten der grossen Arterienstämme beeinflusst scheint. Unter den Säugethieren wird sie bei Monotremen, vielen Beutelthieren und manchen Anderen gleichfalls in 2 Theile getrennt, während sie sonst ihre beiden seitlichen Massen durch eine mediane Querbrücke (Isthmus) verbunden zeigt. Immer liegt sie dicht unterhalb des Kehlkopfes auf der Luftröhre.

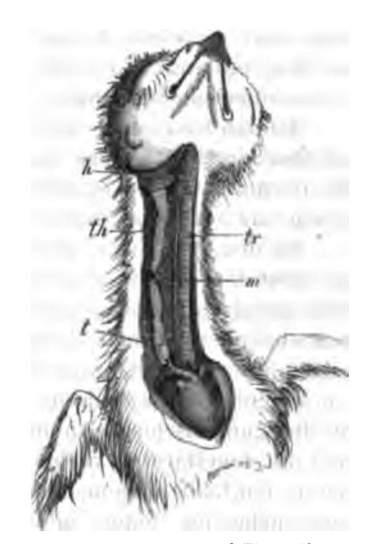


Fig. 312. Thymus (*th*) und Thyreoidea (*t*) eines reifen Embryo von Buteo vulgaris. *tr* Trachea.

Die Fortdauer dieses schon bei den niederen Wirbelthieren seine ursprüngliche Bedeutung aufgebenden Organs in der langen Reihe höherer Formen wird aus phylogenetisch sehr frühzeitig erfolgter Vererbung verständlich und zwar einer Einrichtung, deren Function bei Tunicaten mit der Nahrungsaufnahme in wichtiger Beziehung stand.

Müller, W., Die Hypobranchialrinne der Tunicaten etc. Jen. Ztschr. Bd. VII.
Ders., Entw. d. Schilddrüse. Jen. Ztschr. Bd. VI.

Eigentlicher Darmcanal (Rumpfdarm).

§ 417.

Aus dem hinteren Ende des Kopfdarmes beginnt der ausschliesslich der Aufnahme der Nahrung und ihrer Veränderung dienende Abschnitt des Tractus intestinalis, das Darmrohr im engeren Sinne, nachdem an seiner vorderen Grenze ein bei Fischen in indifferenterem Verhalten als Schwimmblase, von den Amphibien an als respiratorischer, Lunge und Luftwege bildender Apparat, sich von ihm gesondert hat.

Der vorderste Abschnitt des Nahrungscanals entbehrt der scharfen Abgrenzung gegen den Kopfdarm. Da er ebenso wie der letztere vom N. vagus versorgt wird, besteht zur Annahme Grund, dass er ursprünglich aus dem respiratorischen Theil des primitiven Darmrohrs, nach Rückbildung einer grösseren Anzahl hinterer Kiemenspalten hervorging, und damit dem hinteren Abschnitte der bei Amphioxus um Vieles ansehnlicheren respiratorischen Vorkammer entspricht.

Bei den Cranioten entspringen nicht blos einige eigenthümliche Verhältnisse der Darmanlage sondern auch spätere Zustände der Ontogenie des Darmes aus den Beziehungen des Eies zur gesammten Embryonalanlage und aus einer Vermehrung des Dottermaterials.

Bei den Selachiern umwächst die Darmanlage den Dotter, aber nur der unter dem Axenskelete der Embryonalanlage befindliche rinnenförmige Theil der Gesammtanlage wandelt sich alsbald in den Darm um, und schliesst sich allmählich gegen den übrigen dotterführenden Theil ab, welch' letzterer dann als ein Anhang des Darms, als **Dottersack**, erscheint. Anfänglich scheinbar ausserhalb des Körpers gelagert, aber von einer Fortsetzung der Integumentschichte umhüllt, steht der Dottersack nur durch einen Stiel mit dem Darm in Verbindung (äusserer Dottersack) und wird allmählich in den Leib aufgenommen (innerer Dottersack). Unter allmählichem Verbrauche des Dotters bildet der Dottersack sich zurück. Eine geringere Quantität dieses embryonalen Ernährungsmaterials, wie es im Dotter gefunden wird, bieten die Teleostier (und Ganoïden) dar. Der voluminösere Dotter des Eies der Reptilien und Vögel bedingt einen ähnlichen Gegensatz zwischen Darmcanal und Dottersack, doch empfängt der Dottersack keine Umhüllung vom Integumente, da die bei den Anamnia ihn umschliessenden Theile zur Bildung des Amnion und einer anderen fötalen Eihülle verwendet werden. Auch bei den Säugethieren, bei noch bedeutender Reduction des Eimaterials, schnürt sich die Darmanlage von der den Dottersack repräsentirenden Keimblase ab (Fig. 319). Deshalb kann diese Einrichtung von einem durch reicheres Dottermaterial ausgezeichneten Zustande abgeleitet werden. In der Entwickelung der Frucht im mütterlichen Organismus, und der mehr oder minder innigen Verbindung der Frucht mit dem Uterus ist die den Mangel eines reichlichen Dottermaterials compensirende Einrichtung zu suchen. Vom Dottersacke

erhält sich aber doch ein Rudiment als »Nabelbläschen«, welches als ein zur Ernährung des Embryo nichts beitragendes Gebilde auch nicht in die Leibeshöhle mit aufgenommen, sondern mit den Eihüllen nach der Geburt vom Körper getrennt wird.

Die einzelnen Abschnitte des Nahrungscanals sind die auch bei Wirbellosen unterschiedenen: Vorder-, Mittel- und Enddarm.

Vorderdarm.

§ 418.

Die erste Strecke des eigentlichen Nahrungscanals erscheint bei Amphioxus als ein ausnehmend kurzer Abschnitt, unmittelbar vor einer nach vorne gewendeten Ausbuchtung, welche als Leber gedeutet wird. Beachtet man, dass die Leber stets aus dem als Mitteldarm zu deutenden Abschnitt hervorgeht, an dessen vorderer Grenze sie sich bildet, so ergibt sich auch noch bei Cranioten vielfach eine ganz unansehnliche Ausbildung des Vorderdarms. Die Cyclostomen, Chimaera, auch manche Teleostier repräsentiren dieses Verhalten. Dem gegenüber stellen sich die übrigen Cranioten, bei denen der Vorderdarm einen ansehnlichen Abschnitt vorstellt, der in Speiseröhre (Oesophagus) und Magen geschieden werden kann. Jedenfalls erscheinen diese Theile unter den Wirbelthieren erst bei den Gnathostomen erworben. Für ihre Entstehung ist die Verbreitung des N. vagus an ihrer Wandung von Wichtigkeit. Dadurch findet die Auffassung Begründung, dass die fragliche Darmstrecke aus einem ursprünglich dem Kopfdarme zugehörigen Abschnitt sich hervorgebildet hat. Die Reduction einer grössern Zahl von Kiemenspalten, wodurch eine Strecke der respiratorischen Vorkammer der ausschliesslich nutritorischen Function zugetheilt wurde, steht damit wohl in engem Zusammenhange. Andrerseits ist die Ausdehnung dieser Strecke, vorzüglich an dem den Magen vorstellenden Abschnitte, so wie ihre Lagerung in die Leibeshöhle von massenhaft aufgenommener Nahrung ableitbar. Die Abgrenzung des Magens vom Mitteldarm wird fast regelmässig durch eine Falte der Darmwand gebildet (Pylorusklappe).

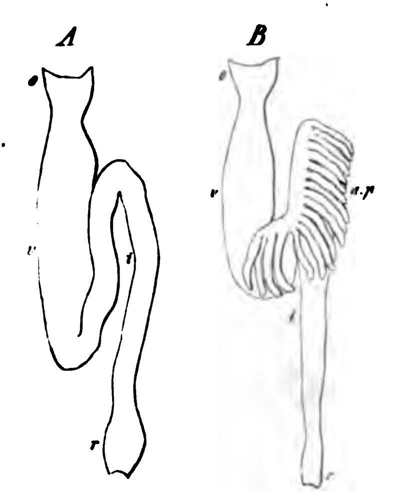


Fig. 313. Darmcanal von Fischen. *A* Von Gobius melanostomus. *B* Von Salmo. *o* Oesophagus. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *ap* Appendices pyloricae. *r* Enddarm.

Bei den Fischen geht die sehr weite, mit Längsfaltungen der Schleimhaut ausgestattete Speiseröhre meist ohne scharfe Grenze in den Magen

über, der von letzterer nur durch andere Beschaffenheit der Schleimhaut zu unterscheiden ist. In der Regel bildet der Magen (Fig. 313) einen nach hinten gerichteten Blindsack, von dem ein nach vorne umbiegender engerer Abschnitt als »Pylorusrohr« unterschieden sich zum Mitteldarm (*i*) begibt. So bei allen Selachiern und Ganoïden, auch bei vielen Teleostiern, indess andere durch den Mangel oder die beträchtliche Ausdehnung des Blindsacks nach hinten mannichfache Differenzen darbieten.

Unter den Amphibien finden wir bei Proteus eine niedere Stufe, indem hier das gerade verlaufende Darmrohr nicht einmal eine Magenerweiterung besitzt. Dagegen grenzt sich der Magen bei anderen Urodelen als ein weiterer Abschnitt ab, und dies bleibt auch für die Anuren, deren Magen zuweilen sogar in eine Querstellung übergeht (Bufo).

Unter den Reptilien zeigt der Vorderdarm bei Schlangen und Eidechsen durch grössere Weite des Oesophagus und geraden Verlauf des Magens niedere Zustände an. Doch ist bei den Eidechsen ein an das Pylorusrohr der Selachier erinnerndes Verhalten bemerkbar, woraus eine allmähliche Querstellung des Magens ableitbar wird. Bei Schildkröten und Crocodilen ist eine schärfere Sonderung des Oesophagus vom Magen aufgetreten, und bei ersteren zeigt sich durch bedeutendere Hebung des Pylorustheils eine grosse und kleine Curvatur. Durch Näherung der Cardia an den Pylorus erhält der Magen der Crocodile eine rundliche Gestalt, und wird noch durch eine auf jeder Fläche der Muskelwand liegende sehnige Scheibe ausgezeichnet, wodurch eine Annäherung an den Magen der Vögel gegeben ist.

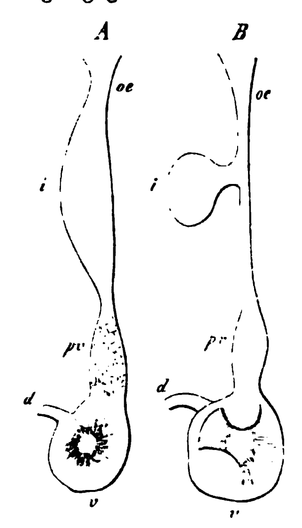


Fig. 314. *A* Vorderdarm eines Raubvogels (Buteo), *B* eines Huhnes. *oe* Speiseröhre. *i* Kropf. *pv* Drüsenmagen. *v* Muskelmagen. *d* Duodenum.

Eine mehrfache Arbeitstheilung bekundet der Vorderdarm der Vögel. Der Einfluss der Anpassung an die Lebensweise, hier speciell an die Nahrung, tritt in der Mannichfaltigkeit der einzelnen Einrichtungen aufs deutlichste hervor. Die der Länge des Halses entsprechende Speiseröhre erscheint in ihrem Verlaufe entweder gleichmässig oder mit einer erweiterten Stelle versehen (Fig. 314 *A*), oder sie zeigt eine blindsackartige, wie ein Anhang erscheinende Ausbuchtung (*B*). Solche auch durch Modificationen des Drüsenapparates der Schleimhaut charakterisirte Abschnitte (*i*) bilden den Kropf (Jugluvies). Fleischfressende und körnerfressende Vögel besitzen ihn am meisten ausgebildet, und zwar erscheint er bei ersteren meist als spindelförmige Erweiterung, indess er bei letzteren als einseitige Ausbuchtung auftritt, die zu einem blindsackartigen, bei manchen sogar ein engeres Verbindungsstück besitzenden Anhang differenzirt ist.

Der darauf folgende, meist engere Abschnitt der Speiseröhre geht in den Magen über, an welchem zwei Theile unterscheidbar sind; der erste Abschnitt wird als Vormagen (Proventriculus) (*A. B. pv*) bezeichnet, und empfängt durch eine Drüsenschichte eine ansehnliche Verdickung seiner Wand. Der zweite Abschnitt ist durch Ausbildung der Muskelschichte charakterisirt, deren Stärke je nach der Lebensweise der Thiere sehr verschieden ist. Wo sie mächtig entwickelt ist, bemerkt man jederseits eine Sehnenscheibe (*A. B*). Bei Raubvögeln, auch bei vielen von animalischer Nahrung lebenden Schwimmvögeln ist die Muskelschichte wenig entfaltet. Sehr stark wird sie bei Körnerfressern (Hühnern, Gänsen, Tauben, Singvögeln). Dieser zur Verkleinerung der Nahrung dienende, den Mangel von Kauorganen compensirende Abschnitt enthält noch weitere hierauf hinzielende Einrichtungen, indem seine Innenfläche mit einer hornartig festen Lage überzogen wird, welche, häufig von bedeutender Dicke, als Reibplatte fungirt. Sie ist die Abscheidung einer drüsigen Schichte, deren Secret in jenen festen, starren Zustand übergeht.

Die Trennung des Vorderdarmes wird bei den Säugethieren durch die schärfere Abgrenzung der Speiseröhre vom Magen vollständiger als in fast allen übrigen Abtheilungen ausgeführt. Die Gestaltung des Magens reiht sich in manchen Fällen an niedere Zustände an. Er behält bei den Phoken die Längsstellung bei, während bei den übrigen eine Schrägstellung vorwaltet..

Als Anpassungsergebniss an die Nahrung muss eine Reihe von Eigenthümlichkeiten betrachtet werden, die bald in einer Erweiterung des Binnenraumes, bald in einer Differenzirung des ursprünglich einheitlichen, und, wie es scheinen muss, gleichartig fungirenden Magens in mehrere functionell ungleichwerthige Abschnitte bestehen.

Das erste Verhältniss gibt sich bereits bei der Schrägstellung des Magens kund, wobei die grosse Curvatur eine bedeutendere Ausdehnung erlangt, und, sich besonders nach der Cardialportion ausbuchtend, den Magenblindsack (Fundus) hervorruft. Er fehlt den meisten Carnivoren, ist dagegen bei Monotremen, Beutelthieren, Nagethieren, sowie bei Edentaten entwickelt und kommt den meisten Primaten zu.

Die stärkere Entwickelung des Magenblindsacks führt zur Scheidung in mehrere Abschnitte, welche Sonderung nicht selten nur an der Schleimhaut ausgedrückt ist (Equus). Weiter setzt sich dieses Verhältniss durch eine quere Einschnürung fort; so wird der Magen bei vielen Nagethieren in einen Cardial- und Pylorustheil getrennt, zu welchen noch kleinere Ausbuchtungen treten können. Aehnliche complicirtere Magen bieten manche Beutelthiere (Halmaturus) und die Walthiere dar. Der Magenblindsack bildet immer eine bedeutende Erweiterung, auf welche bei den Walthieren eine Anzahl dem Pylorusabschnitte angefügter Divertikel folgt, welche den Magen aus vier bis sieben durch verschieden weite Verbindungsstellen communicirende Räume zusammengesetzt darstellen.

Bei den Wiederkäuern ist die Complication durch Betheiligung des

Oesophagus entstanden, indem dessen Cardialende sich einseitig ausgebuchtet dem Magen anschliesst, und zwei Abschnitte des letzteren hervorgehen lässt. Der erste erscheint als erweiterter Magenblindsack, wird als Rumen (Jugluvies) (Fig. 315 *I*) bezeichnet, und fungirt wesentlich als Behälter für massenhaft aufgenommene Nahrungsstoffe. Dicht neben der Cardia steht er mit dem zweiten Abschnitte, dem Netzmagen (Reticulum) (*II*), im Zusammenhange, auf welchen als dritter Abschnitt der den Traguliden und Tylopoden fehlende Blättermagen (Omasus) (*III*) folgt. Diesem schliesst sich als letzter aus dem Pylorustheil gebildeter Abschnitt, der Labmagen (Abomasus) an, dessen Schleimhaut die Labdrüsen enthält. Eine vom Oesophagus in den Netzmagen gehende, durch einen faltenförmigen Vorsprung (Fig. 315 *B. s*) gegen die beiden ersten Abtheilungen des Magens abschliessbare Rinne (Schlundrinne) entspricht der Strecke des Oesophagus, welche in die Magenbildung mit einging, und die beiden ersten Abschnitte durch einseitige Ausbuchtung lieferte. Durch sie kann der aus dem Netzmagen in den Oesophagus und von da in die Mundhöhle gelangte Bissen nach vollzogenem Wiederkäuen unmittelbar in den Blätter- und Labmagen zurück gebracht werden, während das Offenstehen der Schlundrinne den Eintritt des Futters in Rumen und Netzmagen gestattet. Der Einfluss der Nahrung auf die Grösseverhältnisse der einzelnen Abschnitte ergibt sich aus der Verschiedenheit, die Rumen und Labmagen in verschiedenen Altersperioden zeigen. Der Labmagen bildet einen relativ grösseren Abschnitt beim Säugling, indess er später vom Rumen wohl zehnmal und mehr an Grösse übertroffen wird.

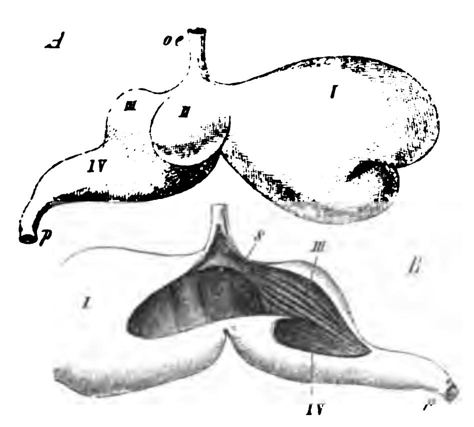


Fig. 315. Magen einer Antilope. *A* Von vorne gesehen. *B* Von hinten geöffnet. *oe* Speiseröhre. *I* Rumen. *II* Netzmagen. *III* Blättermagen. *IV* Labmagen. *p* Pylorus. *s* Schlundrinne.

Mitteldarm.

§ 419.

Der meist durch eine ringförmige Falte, die Pylorusklappe, vom Magen abgegrenzte Mitteldarm (Dünndarm) ist an seinem Anfangsstücke durch die Verbindung mit Drüsenorganen (Leber und Bauchspeicheldrüse) charakterisirt. In seinen Längeverhältnissen ist er der variabelste Abschnitt des Darmrohrs. In geradem Verlaufe wird er bei den Cyclostomen, auch bei einigen Teleostiern und bei Chimaera getroffen. Bei letzteren ist er

durch eine spirale Falte ausgezeichnet, welche, bei den Selachiern bedeutender entwickelt, den grössten Theil des Mitteldarms in zahlreichen, bald dichteren, bald weiter abstehenden Umgängen durchsetzt (Fig. 316 *C. vs*). Als eine eingerollte Längsfalte erscheint sie bei Carcharias. Diese Spiralklappe bleibt auch den Ganoïden, wo sie nur bei Lepidosteus fast bis zur Unkenntlichkeit rückgebildet ist, dagegen fehlt sie den Teleostiern.

Am Anfange des Mitteldarms der Selachier ist eine Erweiterung bemerkbar, an welcher Stelle bei den Stören ein grosses, äusserlich mehrfach gebuchtetes Drüsenorgan sich vorfindet, dessen Inneres in zahlreiche, den Buchtungen entsprechende Räume getheilt ist. Bei Lepidosteus sind die einzelnen Abschnitte schärfer von einander getrennt und erscheinen als Gruppen kurzer Blindschläuche, die den Pylorusabschnitt des Mitteldarms besetzen, und wie bei den meisten Teleostiern die Appendices pyloricae (Fig. 316 *A. B. ap*) vorstellen. Sie besetzen eine verschieden lange

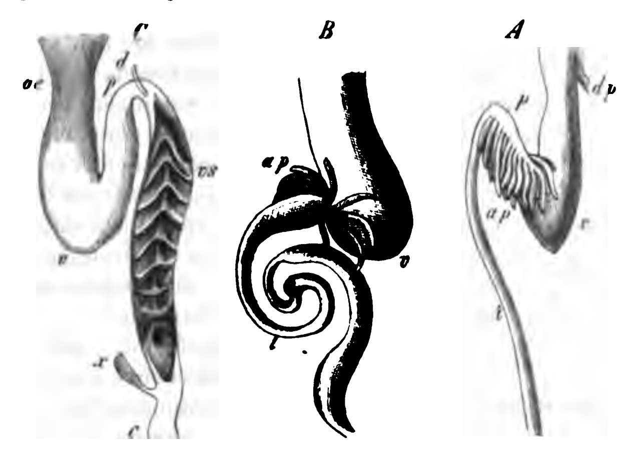


Fig. 316. Darmcanal von Fischen. *A* von Salmo salvelinus. *B* von Trachinus radiatus. *C* von Squatina vulgaris. *oe* Oesophagus. *v* Magen. *dp* Ende des Ductus pneumaticus. *p* Pylorus. *ap* Appendices pyloricae. *d* Ductus choledochus. *vs* Spiralklappe. *i* Mitteldarm. *c* Enddarm. *x* Anhang desselben.

Strecke des Mitteldarms in wechselnder Zahl und Grösse. Bald mündet jeder gesondert in den Darm, bald vereinigen sich mehrere zu grösseren Stämmen, woraus verästelte Bildungen entstehen. Ueberaus zahlreich sind sie bei Gadiden und Scomberoïden. Bei manchen werden die einzelnen zu gemeinsamem Ausführgange verbundenen Schläuche noch durch Bindegewebe zusammengehalten, so dass sie dann das Ansehen einer compacten Drüse gewinnen (Scomberoïden), sowie auch schon durch die häufige Vereinigung der Mündungen die Verwandtschaft mit der Drüse der Störe ausgesprochen ist.

Bei vielen Teleostiern übertrifft der Mitteldarm die ihm zugewiesene Strecke der Bauchhöhle um bedeutendes an Länge, und findet sich dann in Windungen (Fig. 316 *B. i*) oder durch mehrfaches Auf- und Absteigen in Schlingen gelegt. Darin spricht sich eine Anpassung an den Raum der

Leibeshöhle ebenso aus, wie das stets aus einer gerade gestreckten Anlage hervorgehende Auswachsen in die Länge wieder einer Anpassung an die durch die Ingesta beeinflusste Leistung entspricht.

Bei den Amphibien bleibt das einfache Verhalten des Mitteldarms nur selten bestehen (Proteus), meist bildet er (Fig. 317 *i*), wie auch bei den Reptilien, ein längeres Rohr und demzufolge mehrfache Windungen, die am geringsten bei Schlangen, bedeutend bei Schildkröten und noch mehr bei Crocodilen entwickelt sind. Eine beträchtliche Längenausdehnung des Mitteldarms erfolgt bei den Larven der ungeschwänzten Amphibien, bei denen dieser Abschnitt eine in spiralige Windungen gelegte lange Schlinge vorstellt. Mit der Aenderung der Ernährungsweise geht in den letzten Larvenstadien eine Reduction vor sich, die den Darm wieder auf eine geringere Länge führt.

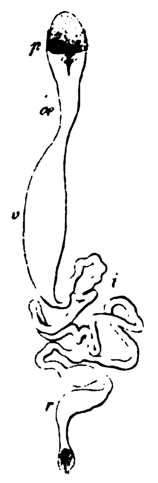


Fig. 317. Darmcanal von Menobranchus lateralis. *p* Anfang des Vorderdarms mit dem Pharynx. *oe* Speiseröhre. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *r* Enddarm.

Die Länge des Mitteldarms ist bei den Vögeln gleichfalls nach den Nahrungsverhältnissen beträchtlich verschieden. Er zeigt sich in Schlingen geordnet, von denen die erste (Duodenalschlinge) am meisten ausgebildet ist und immer die Bauchspeicheldrüse umfasst.

Am Mitteldarm der Säugethiere erscheint das verschiedene Verhalten der Länge nicht minder in deutlicher Abhängigkeit von den Nahrungsverhältnissen und daraus ergeben sich für Fleisch- und Pflanzenfresser verschiedenartige Zustände.

Ausser der Längenentfaltung des Mitteldarms bieten sich für die Oberflächenvergrösserung mehrfache, von der Schleimhaut ausgehende Einrichtungen dar. Während in den unteren Abtheilungen gröbere Faltungen auftreten (Spiralklappe der Selachier), sehen wir bei den Amphibien und Reptilien vorzüglich feine Längsfaltungen der Schleimhaut vorherrschend. Solche bestehen zwar auch noch bei den Vögeln, allein sie zeigen sich als ungleiche Erhebungen, die sogar durch Querfalten verbunden sein können. Feine, in Zickzacklinien angeordnete Falten kommen bei Amphibien und Reptilien vor, und finden sich auch am Mitteldarm der Vögel wieder. Bei den Säugethieren herrschen Längsfaltungen der Schleimhaut bei Walthieren; bei den meisten übrigen ist die Schleimhaut glatt, oder erhebt sich in Querfalten, die sehr allgemein mit Zotten besetzt sind. Bei geringer entwickelter Faltenbildung finden sich solche Zotten auch bei Vögeln bedeutend entwickelt, während sie bei Anwesenheit von Falten nur kleinere Erhebungen vorstellen.

Enddarm.

§ 420.

Der End- oder Hinterdarm erscheint in den unteren Abtheilungen als der unansehnlichste, nur durch ein kurzes, etwas weiteres Stück vorge-

stellte Abschnitt (Fig. 313. *r*. 316. *C. c*). Einen eigenthümlich drüsigen Anhang besitzt er bei den Selachiern (Fig. 316. *C. x*). Erst bei den Amphibien empfängt er durch grössere Länge und Weite einige Bedeutung, behält jedoch ebenso wie bei Reptilien einen seiner Kürze entsprechenden geraden Verlauf bei, der ihn als »Rectum« bezeichnen liess. Gewöhnlich wird er vom Mitteldarm durch eine Querfalte oder Klappe geschieden. Ein blinddarmartiger Anhang kommt vielen Reptilien zu, wenig bei Schlangen, mehr bei Eidechsen entwickelt. Eine grössere Beständigkeit erhalten Blinddärme bei den Vögeln, deren Enddarm gleichfalls noch kurz und gerade gestreckt ist (Fig. 320). Der Blinddarm ist meist paarig vorhanden, und wird nur in einzelnen Familien vermisst (z. B. bei den Spechten, Psittacus u. a.). Die Ausbildung dieser Coeca bietet sehr verschiedene Grade, so dass sie bald ganz kurze papillenartige Anhänge, bald sehr lange Schläuche (Apteryx, Hühner, Gänse) vorstellen.

Die Längenentfaltung des Enddarms erreicht ihre höchste Stufe bei den Säugethieren, bei welchen dieser Theil als Dickdarm vom engeren Mittel- oder Dünndarm deutlich abgegrenzt erscheint. Seine bedeutendere Länge lässt ihn in Windungen lagern, so dass nur der letzte Abschnitt den geraden Verlauf des Enddarmes der übrigen Wirbelthiere besitzt. Der erstere bildet in der Regel eine von der rechten Seite der Bauchhöhle nach vorne und von da nach links und wieder nach hinten umbiegende, ins Rectum sich fortsetzende Schlinge, welche zuweilen wieder in secundäre Schlingen zerlegt wird.

An der Grenze gegen den Dünndarm bestehen gleichfalls Blindsackbildungen, selten zu zweien (Fig. 318. *c. d*), meist einfach vorhanden. Die Ausbildung dieses Blinddarmes lässt einen Zusammenhang mit der Nahrung erkennen. Bei Fleischfressern ist er kurz und kann sogar gänzlich fehlen (Ursina, Mustelina); von bedeutendem Volumen tritt er bei Pflanzenfressern auf, wo seine Länge durch jene des Colons compensirt wird.

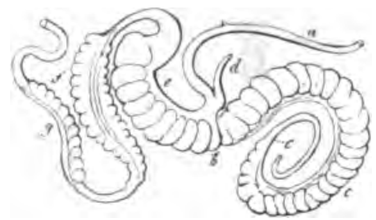


Fig. 318. Blinddarm und Colon von Lagomys pusillus. *a* Dünndarm. *b* Einmündung des grösseren (*c*) und des kleineren (*d*) Blinddarms. *e f g* Divertikel des Colons. (Nach Pallas.)

Am Blinddarm selbst ergeben sich wiederum Differenzirungen. Das Ende desselben ist häufig verkümmert (z. B. bei manchen Prosimiae und vielen Nagern) (Fig. 318. *c*). Auch bei manchen Primaten, wie beim Menschen entwickelt sich das anfänglich mit dem übrigen gleichweite Endstück nicht in demselben Maasse wie der übrige Theil, und scheidet sich von dem letzteren, weiter werdenden Abschnitte immer deutlicher ab, bis es endlich einen blossen Anhang desselben, den Appendix vermiformis, vorstellt.

Der Enddarm öffnet sich anfänglich mit den Harn- und Geschlechtswegen in einen gemeinsamen Raum, die Cloake. Dieses bei Selachiern,

Amphibien, Reptilien und Vögeln bestehende Verhalten findet sich bei den Säugethieren nur bei den Monotremen bleibend, bei den anderen auf embryonale Stadien beschränkt. Der Darm öffnet sich dann mittels des Afters nach aussen.

Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 421.

Mit dem Anfange des Mitteldarms stehen zwei grosse Drüsenorgane in Verbindung, Leber und Bauchspeicheldrüse, beide aus den Wandungen der Darmanlage differenzirt.

Bei Amphioxus erscheint ein als Leber zu deutendes Organ in Gestalt eines nahe am Anfange des Nahrungscanals beginnenden, nach vorne gerichteten Blindschlauches (Fig. 303. *f*), der eine grünlich gefärbte Epithelauskleidung besitzt. Ein ähnlicher Zustand findet sich bei den Cranioten in den ersten Bildungsstadien gegeben, wo die Anlage der Leber als eine hinter der Anlage des Magens (Fig. 319. *d*) liegende paarige Ausbuchtung (*f*, *f*) des Darmrohrs erscheint. An ihr betheiligt sich die äussere aus einer Mesodermschichte gebildete, wie auch die Epithelschichte der Darmanlage (Entoderm). Da Reptilien, Vögel und Säugethiere hierin übereinstimmen, wird dieser Zustand als ein fundamentaler zu betrachten sein, der zugleich auf die Formverhältnisse des Leberorgans bei Amphioxus und vielen wirbellosen Thieren (Würmer, Mollusken) verweist.



Fig. 319. Anlage des Darmcanals und seiner Anhangsgebilde von einem Hunde-Embryo, von der Ventralfläche dargestellt. *a* Ausbuchtungen des Darmrohrs nach den Visceralspalten. *b* Anlage des Pharynx und Kehlkopfes. *c* Anlage der Lungen, *d* des Magens, *f* der Leber. *g* Dottersackwände in ihrer Verbindung mit dem Mitteldarm. *h* Enddarm. (Nach BISCHOFF.)

Durch Wucherungen des Darmfaserblattes und Verbindung desselben vorzüglich mit dem venösen Abschnitte des Gefässsystems, wie durch gleichzeitige Wucherungen des Darmdrüsenblattes entstehen Verhältnisse, welche die Leber der Craniota von jener der Acrania sowohl als der wirbellosen Thiere unterscheiden. Während die erste Anlage der Leber als eine Ausbuchtung erscheint, gehen die späteren Differenzirungen aus Wucherungen des Entoderm hervor, welche solide, in die Mesodermschichte und den in dieselbe eingebetteten Gefässapparat einwachsende Zellenstränge bilden, und, neue Sprossen treibend, sich schliesslich unter einander netzförmig verbinden. Diese anfänglich soliden Stränge stellen sammt ihren secundären etc. Ausläufern das Leberparenchym her, und lassen mit dem Auftreten intercellulärer, in der Axe der epithelialen Stränge verlaufender Gänge, die Gallenwege hervorgehen. Die beiderseitig

entstandenen Leberlappen verschmelzen untereinander zu Einem Organe. Die zwei primitiven Ausbuchtungen stellen, nachdem sich die Gallenwege von ihnen aus ins Leberparenchym bildeten, und ins Netzwerk der Zellenstränge desselben sich fortsetzten, die Ausführgänge der Leber vor.

Die auf diese Weise vom Darme differenzirte Leber bildet ein einheitliches, meist sehr voluminöses Organ, welches in eine vom vorderen Abschnitt des Darmrohrs zur vorderen Bauchwand tretende Peritonäalduplicatur eingebettet ist.

Bei den Fischen treffen wir die Leber bald nur als eine einzige ungelappte Masse, bald aus zwei oder mehr Lappen bestehend. Zwei grössere Abschnitte besitzt sie bei den Amphibien; einfach ist sie meist bei den Schlangen, und nur am Rande gekerbt bei Sauriern, bei Crocodilen und Schildkröten wieder in zwei Lappen getheilt, die bei den letzteren weit auseinander gerückt durch eine schmale Querbrücke vereinigt werden. Die Andeutung zweier Lappen bildet bald mehr, bald minder auch bei den Säugethieren die Regel. Zwar sind bei Carnivoren, Nagern, einigen Beutelthieren, Affen und Anderen, mehrlappige Formen vorhanden, diese lassen sich aber auf zwei grössere Hauptlappen zurückführen.



Fig. 320. Darmcanal von Ardea cinerea. *i* Oesophagus mit Kropf. *pv* Drüsenmagen. *v* Muskelmagen. *v'* Antrum pylori. *d* Duodenalschlinge. *il* Mitteldarm. *b* Enddarm. *c* Stück eines der beiden Blinddärme. *cl* Cloake mit Bursa Fabricii. *h* Leber. *dh* Ductus hepatoentericus. *f* Gallenblase. *p* Bauchspeicheldrüse. *dp* Ductus pancreaticus.

Im Verhalten der Ausführgänge (Ductus hepato-enterici) ergeben sich zahlreiche in Bezug auf die ursprüngliche Duplicität dahin aufzufassende Modificationen, dass entweder der erstere Zustand fortbesteht, oder dass die beiden Ausführgänge allmählich mit einander verschmelzen, d. h. sich vom Darme her zu Einem Gange umwandeln, oder dass endlich eine Rückbildung der primären Ausführgänge erfolgt, wobei Canäle secundärer Ordnung zu Ausführgängen werden, die dann in grösserer Anzahl vorkommen (bei Eidechsen und Schlangen). An diesen Ausführgängen findet sich eine einseitige blindsackartige Ausbuchtung, die Gallenblase (Fig. 320. *f*), und zwar in sehr mannichfachen Beziehungen und keineswegs als constantes Gebilde.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht auf eine ähnliche Weise wie die Leber, aus einer hinter der Anlage der letzteren sich bildenden Aus-

buchtung der Darmwand. Die Epithelschichte der Darmanlage bildet Wucherungen, aus welchen unter fortgesetzter Knospung die Drüsenläppchen mit ihren Ausführgängen entstehen, indess der Ductus pancreaticus aus der ersten Anlage der Drüse hervorgeht. Dieses nur in einzelnen Abtheilungen der Fische vermisste, immer dem Anfange des Mitteldarms oder auch dem Magen benachbart gelegene Organ verbindet seinen Ausführgang häufig jenem der Leber, oder senkt ihn mit jenem in den Darmcanal ein. Nicht selten kommen zwei Ausführgänge vor (Schildkröten, Crocodile, Vögel (Fig. 320) und einige Säugethiere), von denen einer in der Regel mit dem Ductus hepato-entericus verbunden ist.

Mesenterium.

§ 422.

Mit der Bildung des Darmcanals entsteht die ihn überkleidende Peritonealduplicatur, durch welche er an die hintere Bauchwand befestigt wird. Diese den Darm umfassende Doppellamelle stellt das **Mesenterium** vor, von dem der zum Magen tretende Abschnitt als Mesogastrium bezeichnet wird. Letzteres schlägt sich aber nicht einfach um den Magen, wie das Mesenterium des grössten Theils des Mitteldarmes, sondern geht mit seinen beiden Lamellen von dem Magen in eine zur vordern Bauchwand sich fortsetzende Doppellamelle über, die erst an letzterer Stelle wieder mit dem Peritoneum der Bauchwand zusammenhängt. In dieser Fortsetzung des Mesogastriums zur vorderen Bauchwand ist die Leber aufgetreten, welche dadurch nicht nur gleichfalls einen Peritonealüberzug erhält, sondern auch durch denselben sowohl mit dem Darmrohr (speciell dem Magen und dem Anfange des Mitteldarms), wie mit der ventralen Wandung der Leibeshöhle in Zusammenhang sich findet. So lange das Darmrohr seinen ursprünglich geraden Verlauf behält, sind auch die Verhältnisse des Mesenteriums einfach, und Besonderheiten werden nur durch theilweise Resorption grösserer Strecken desselben, z. B. bei Fischen, hervorgerufen. Auch die Volumentfaltung der Leber bedingt Veränderungen an der vom Magen zur vorderen Bauchwand tretenden Duplicatur, die als Verbindungsstück mit dem Magen als kleines Netz bezeichnet wird. Ihr vorderer zur Leibeswand tretender Abschnitt stellt das Ligamentum suspensorium der Leber vor. Andere Veränderungen werden durch die Beziehung zum Zwerchfell, durch Krümmung des Magens und durch die Verlängerung des Mitteldarms hervorgerufen, welch' letztere das Mesenterium in krausenartige Falten legt (Gekröse). Diese Verhältnisse treten bereits bei Fischen auf und zeigen sich noch einfach bei Amphibien, dann bei den Schlangen und Eidechsen, bei Schildkröten und Crocodilen besonders durch Veränderung der Lage und Form des Magens modificirt.

Am bedeutendsten sind die Veränderungen des Mesogastriums der Säugethiere. Mit einer Lageveränderung des Magens wächst es in einen weiten Sack aus (Bursa omentalis), der entweder über die Schlingen des

Mitteldarms herabhängt, wie bei den meisten Säugethieren, oder den Magen theilweise umhüllt (Wiederkäuer).

Das Mesenterium des Enddarms bleibt bei den Wirbelthieren mit kurzem Enddarm in seinem primitiven Zustande. Bei der bei den Säugethieren stattfindenden Längenentfaltung der als Colon bezeichneten Strecke des Enddarmes folgt das Mesenterium als Mesocolon mit, und rückt zugleich mit einem Abschnitte gegen die Wurzel des Mesogastriums empor, so dass beide dicht bei einander entspringen. Von da aus gehen nun bei den Primaten allmählich Verbindungen des Mesocolons mit der hinteren Doppellamelle des Mesogastriums vor sich, die mit der beim Menschen bestehenden Aufnahme eines Theiles des Colon (C. transversum) in die hintere Wand des Netzbeutels abschliessen. Zugleich verwächst die vordere und hintere Wand des Netzbeutels, wodurch das somit aus 4 Peritonäallamellen zusammengesetzte Omentum majus entsteht.

Pneumatische Organe des Darmrohrs.

§ 423.

Wie für Alles von aussen her Aufzunehmende das Darmrohr die Bahn bietet: für das zur Athmung dienende Wasser, ebenso wie für die im Organismus als Nahrung zu verwerthenden Substanzen, so vermag der Darmtract auch Luft aufzunehmen, die in besonderen von ihm aus differenzirten, also Theile des primitiven Darmrohrs darstellenden, Räumen gesammelt wird. Diese Aufnahme von Luft hat wenigstens ein zeitweiliges Emporsteigen zur Wasseroberfläche zur Voraussetzung, und bildet damit eine nicht unwichtige Uebergangsstufe von den ausschliesslich auf das Leben im Wasser angewiesenen Zuständen zu solchen, die auch ausserhalb dieses Mediums zu leben im Stande sind.

Die mit der Aufnahme von Luft entstehenden Apparate werden als Schwimmblasen bezeichnet. Welcher Art die praktische Bedeutung dieser Organe für den Gesammtorganismus ist, ist noch unbestimmt, doch werden sie bei ihrer grossen Verbreitung als wichtige Theile angesehen werden müssen. Die Anordnung luftführender Räume im Körper im Wasser lebender Thiere kann nicht ohne Einfluss auf die specifischen Gewichtsverhältnisse des Körpers bestehen, daher wird die Annahme einer hydrostatischen Function für jene Organe begründet.

In diesem Verhalten tritt mit Aenderung der Kreislaufsverhältnisse eine wichtige Umwandlung ein. Die Organe fungiren respiratorisch, indem die in ihnen befindliche Luft mit dem der Wand des Organes zugeführten Blute einen Gasaustausch eingeht, so dass sauerstoffreicheres Blut abgeführt wird. Damit tritt das Organ in die Reihe der Athmungsorgane und wird Lunge benannt. Bei einem solchen Umwandlungsprozesse hat man sich den Ausgang nicht in einer Umgestaltung des Blutgefässapparates vorzustellen, sondern vielmehr in dem Beginne eines Austausches der Gase zwischen dem Blute der Wandungen des Organs und der in

letzterem enthaltenen Luft. Ein solcher muss eintreten, sobald das zugeführte Blut minder sauerstoffreich ist als die Luft des Organs. Erst daran werden sich die Veränderungen des Gefässapparates knüpfen.

Die pneumatischen Apparate des Darmrohrs sondern sich also in zwei functionell ausserordentlich verschiedene, aber morphologisch homologe Organreihen, deren jede für sich zahlreiche Differenzirungen eingeht.

a) Schwimmblase.

§ 424.

Dieses Organ fehlt bei Amphioxus wie bei den Cyclostomen. Bei einigen Haien (Galeus, Mustelus, Acanthias) findet sich ein dorsal in den Schlund mündendes Divertikel der Wandung, welches als Rudiment einer Schwimmblase betrachtet werden darf. Den Ganoïden kommen Schwimmblasen allgemein, den Teleostiern in grosser Verbreitung zu. Prüfen wir die bei Ganoïden bestehenden Einrichtungen näher, so treffen wir sie als einfache oder als paarige Säcke, die mit dem Schlunde durch einen kürzeren oder längeren Luftgang in Verbindung stehen. Der Luftgang mündet an der oberen Wand des Vorderdarms aus, meist an derselben Stelle, wo bei den Selachiern der kurze Blindsack sich vorfindet. Sehr weit nach hinten ist die Ausmündung bei Acipenser gelegt, dessen Schwimmblase sich mit dem Magen verbindet. Bei Polypterus treffen wir eine paarige Schwimmblase (Fig. 321 *A*) mit Ausmündung an der ventralen Wand des Oesophagus, und bei Lepidosteus ist die dorsal gelagerte, äusserlich einfache Blase durch sie durchsetzende Trabekel in zwei Längshälften getheilt, deren jede durch zahlreiche Vorsprünge und Balken wieder in kleinere zellige Hohlräume zerfällt, womit sie eine bedeutende Vergrösserung ihrer Innenfläche darbietet. Auch bei Amia ist die zellige Schwimmblase durch eine Falte getheilt und läuft vorne in zwei kurze Hörner aus. Die Ausmündung in den Darm geschieht bei den 3 letzterwähnten Ganoïden mit einem kurzen, etwas engen Ductus pneumaticus, der zu einer Längsspalte führt. Wir finden also bereits bei den Ganoïden eine Mannichfaltigkeit in dem Verhalten der Schwimmblase, welche Zustände aus dem Verhältniss der nur auf wenige lebende Formen beschränkten Abtheilung beurtheilt werden müssen. Bedeutungsvoll ist es, dass in den verschiedenen Zuständen der Schwimmblase der Ganoïden alle wesentlichen Einrichtungen erkennbar sind, welche das Organ bei den Teleostiern noch als Schwimmblase, bei den höheren Wirbelthieren als Lunge zeigt.

Der Luftgang erscheint in einer Abtheilung der Teleostier persistent (Physostomen), bei anderen tritt er als vorübergehende Bildung auf, indem er nach der Entwickelung der Schwimmblase wieder verschwindet (Physoclysten), und endlich ist bei vielen die Bildung der Schwimmblase gänzlich sistirt. Dieses letztere Verhalten ist übrigens selbst innerhalb

einzelner Genera variabel. Von der Gattung Scomber z. B. besitzen einige Arten eine Schwimmblase, anderen fehlt sie.

Die Verbindung des Luftganges mit dem Darm zeigt bedeutende Verschiedenheiten. Die Einmündung kann sowohl oben als seitlich geschehen, und zwar an allen Abschnitten des Vorderdarms vom Schlunde an bis zum Ende des Magens. Bezüglich der Formverhältnisse besteht eine ausserordentliche Mannichfaltigkeit. Eine Quertheilung in zwei hinter einander liegende Abschnitte, von denen der letztere den Luftgang absendet, besteht bei den Cyprinoïden (vergl. Fig. 304 *mn*). Bei Anderen kommen seitliche Ausbuchtungen vor, die in einfache oder ramificirte Fortsätze übergehen können (Fig. 321 *B. C. a*). Bei den Physostomen ist der häufig sehr enge und lange Luftgang wenig geeignet Luft einzuführen und bei den Physoclysten kann von einer solchen Luftaufnahme ohnehin keine Rede sein. Die Luft der Schwimmblase wird daher bei den Physoclysten als von den Wandungen der Blase abgeschieden aufgefasst werden müssen, und bei vielen Physostomen wird der Luftgang nur zu einem zeitweisen Auslassen dieser Luft dienen können. Die Wandung des Organes bietet in ihrer Textur ähnliche Verhältnisse wie die Darmwand, doch ergeben sich manche eigenthümliche, für unsere Zwecke untergeordnete Differenzirungen. Dahin gehören auch die verschiedenen Anpassungen der Schwimmblase an andere Apparate, wie z. B. die Verbindung mit dem Hörorgane bei vielen Physostomen (vergl. oben S. 559).

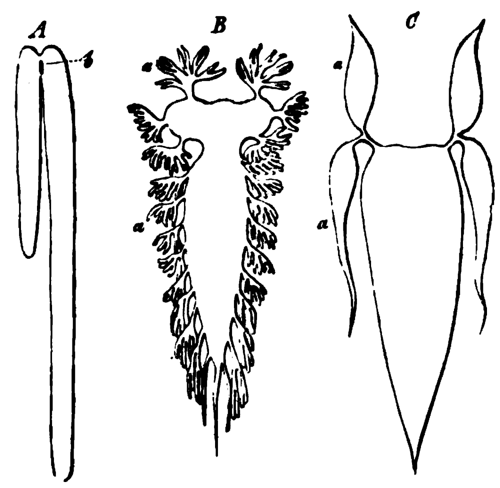


Fig. 321. Verschiedene Formen von Schwimmblasen. *A* von Polypterus bichir nach J. MÜLLER. *B* von Johnius lobatus. *C* von Corvina trispinosa nach CUVIER und VALENCIENNES. *a* Anhänge der Schwimmblase. *b* Mündung.

Die Umwandlung der Schwimmblase in eine Lunge ist bei den Dipnoï vor sich gegangen. Wenn das Organ auch in seinen äusserlichen Verhältnissen noch mit einer Schwimmblase übereinstimmt, so ist durch das Auftreten zuführender Venen und abführender Arterien eine wesentliche Aenderung aufgetreten, die von nun an dasselbe als Athmungsorgan erscheinen lässt. Bei Ceratodus, wo es wohl nur zeitweise als Lunge fungirt, wird es noch durch einen einheitlichen, nur mit der Andeutung einer Längstheilung versehenen, in der ganzen Länge der Leibeshöhle dorsal gelagerten Sack gebildet, bei Lepidosiren und Protopterus ist es in zwei Hälften getheilt.

b. Lungen.

§ 425.

Mit der Ausbildung der respiratorischen Form des aus der primitiven Darmwand gesonderten pneumatischen Anhangsorganes begegnen wir einer allmählichen Differenzirung des dem Ductus pneumaticus entsprechenden Theiles, der die Luftwege hervorgehen lässt. Sie vermitteln die Communication der Lunge mit dem Pharynx, und gliedern sich in mehrere mit neuen Functionen ausgestattete Abschnitte, unter denen ein stimmerzeugender Apparat die hervorragendste Rolle spielt. Die Lungen selbst erscheinen als paarige Organe. Diese Duplicität beruht jedoch weniger auf einer Weiterbildung der bei vielen Schwimmblasen angedeuteten oder auch ausgebildeten Theilung, als vielmehr auf der Entwickelung des Organes in Anpassung an seine Lage. Die stets ventrale Verbindung mit dem Pharynx macht begreiflich, dass ein von hier aus sich entfaltendes, luftführendes Organ, indem es eine gleichmässige Ausdehnung gewinnt, diese nach beiden Seiten ausbildet. Die Füllung mit Luft muss beide Hälften eine dorsale Lage anstreben lassen, und daraus resultirt mit Nothwendigkeit die Entstehung zweier völlig von einander getrennten Lungen, die nur durch die ventralen Luftwege unter einander verbunden sind.

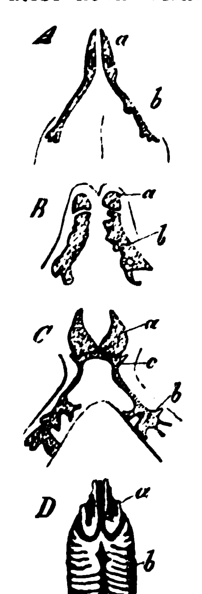


Fig. 322. Knorpel des Kehlkopfs bei Amphibien und Reptilien. *A* von Proteus, *B* von Salamandra, *C* von Rana, *D* von Python. *a* Stellknorpel (Cartilago arytaenoïdes). *b* Stützknorpel, bei *A*, *B* und *C* das Skelet des unpaaren und paarigen Abschnittes der Luftwege bildend, bei *D* blos vom Anfange des unpaaren Abschnittes (der Trachea) dargestellt. (Nach HENLE.)

Für die Differenzirung der Luftwege haben wir als Ausgangspunkt einen kurzen, weiten, beide Lungen mit dem Pharynx verbindenden Canal. Dieser entfaltet bei grösserer Längenentwickelung in seinen Wandungen knorpelige Stützorgane und spaltet sich in zwei zu den Lungen führende Aeste. Alsdann ist an den Luftwegen ein paariger und ein unpaariger Abschnitt zu unterscheiden. Als Stützorgane dieser bei den Amphibien meist sehr kurzen Canäle erscheinen zwei seitliche Knorpelstreifen (Fig. 322. *A*. *a*), die auf den Anfang der Lungen (*b*) sich fortsetzen (Proteus); bei Anderen (*B*) gliedern sich die oberen Enden (*a*) dieser beiden Stücke ab und bilden die Grundlage für einen besonderen Abschnitt, den wir nunmehr mit der Verrichtung der Stimmerzeugung betraut sehen und als Kehlkopf (Larynx) bezeichnen. Dadurch ist also ein Theil von den übrigen Luftwegen different geworden. Während die letzteren in dem unpaaren Abschnitte, der Trachea, und in dem paarigen, den Bronchen, mehr gleichartige Verhältnisse darbieten, ergeben sich für den Kehlkopf bedeutendere Verschiedenheiten. — Bei den Amphibien bilden jene beiden als Stellknorpel bezeichneten Knorpel (*a*) eine Stütze für zwei den Eingang zum Kehlkopf um-

schliessende Falten. Die durch Muskeln bewirkte Lageveränderung der Knorpel bedingt Oeffnung oder Schliessung des Eingangs zum Kehlkopfe. Sie sind daher auch functionell von grösserer Bedeutung als die mehr indifferenten als Stützen sich verhaltenden Theile. Jene Stellknorpel ruhen auf den vorderen Enden der beiden Längsknorpelleisten, welche bei Anderen durch quere, gegeneinander gerichtete Fortsätze ventralwärts sich verbinden und so bei vielen Amphibien einen unpaaren Abschnitt des Stimmladengerüstes entstehen lassen (*C. c*).

Bei den Reptilien ist zwar die transversale Verbindung der beiden Längsleisten vollständiger, allein durch den continuirlichen Zusammenhang derselben mit den Stellknorpeln wird besonders bei manchen Schlangen der niedere Zustand ausgedrückt. Bei Anderen ist die Ablösung jener Knorpel (*D. a*) vor sich gegangen. Auch bei Sauriern besteht dies Verhalten, nur dass hier der die Stellknorpel tragende Abschnitt sich zu einem meist geschlossenen Ringe umgeformt hat. Dadurch wird ein zweiter Theil des Kehlkopfs als ringförmiger Knorpel unterscheidbar, der bereits bei den Amphibien (*C. c*) in Bildung begriffen ist. Bei Schildkröten und Crocodilen ist dieser schärfer vom Trachealskelet abgesetzt und erscheint mit seinem Vordertheile in beträchtlicher Verbreiterung. Nicht selten geben sich Andeutungen einer Zusammensetzung aus mehreren Knorpelringen an ihm zu erkennen. Bei den Vögeln wird dieses ringförmige Stück aus einem vorderen breiteren und zwei hinteren schmalen Theilen zusammengesetzt, auf welch' letzteren noch ein kleines aufsitzt, welches die Stellknorpel trägt.

Bei den Säugethieren endlich ist das grosse Ringstück der Reptilien in zwei Abschnitte getheilt, indem die vordere hohe Platte den Schildknorpel (Cart. thyreoïdes) vorstellt, während ein zweites, vorzüglich hinten sehr massives Stück ringförmig bleibt (Cart. cricoïdes) und an seinem hinteren höheren Abschnitte die Stellknorpel (Cart. arytaenoïdes) trägt.

§ 426.

Diesem Kehlkopfskelet verbinden sich noch andere mehr oder minder zur Stimmerzeugung dienende Theile. Von solchen sind lateral im Eingange des Kehlkopfs gelagerte Schleimhautfalten bemerkenswerth, die bei straffer Ausspannung und Entfaltung von elastischem Gewebe zu Stimmbändern werden. Sie fassen eine Spalte zwischen sich, die Stimmritze, welche durch die Befestigung der Stimmbänder an den beweglichen Stellknorpeln veränderlich ist. Stimmbänder finden sich bei den meisten Anuren und unter den Sauriern (Geckonen und Chamäleonten), dann bei den Crocodilen. Den Schlangen fehlen sie.

Bei den Vögeln liegt der Stimmapparat in dem unteren Abschnitte der Luftwege, dem sogenannten unteren Kehlkopf, welcher Einrichtung der Stimmbandmangel im eigentlichen Kehlkopfe entspricht. Unter den Säugethieren nur bei den Walthieren rückgebildet, bieten sie im Wesentlichsten Anschlüsse an die beim Menschen bekannten Einrichtungen.

dagegen bei Triton. Auch bei anderen Salamandrinen ist dies noch häufig der Fall, dagegen ist bei den Anuren eine Sonderung in kleinere Räume durch ein reiches Maschennetz aufgetreten. Die Lunge wird dadurch geeignet, eine grössere Blutmenge dem Austausch der Gase auszusetzen. Dieses Verhältniss steigert sich bei den Reptilien. Obgleich viele (die meisten Saurier) sehr einfache Lungen besitzen, so ist doch sowohl bei Schlangen als bei Crocodilen und Schildkröten jede Lunge in eine Anzahl grösserer Abschnitte getheilt, die wieder in kleinere mehrfacher Ordnung zerfallen. Bei den Schlangen zeigen die Lungen durch ihre lange Gestalt eine Anpassung an die gestreckte Körperform, auf welche auch die in verschiedenem Masse erscheinende Verkümmerung je einer Lunge bezogen werden muss. Die Verlängerung der Lunge ist von der Ausbildung einer Eigenthümlichkeit begleitet, dass nämlich der letzte meist beträchtlich ausgedehnte Abschnitt der Lunge unter Vereinfachung seines Baues nicht mehr respiratorisch ist. Solche aus der Athmungsfunction tretende Abschnitte kommen auch bei Sauriern vor. Wie auch bei den Schlangen ist es hier der vorderste über die Verbindungsstelle mit den Luftwegen hinausragende Theil der ein dichteres Maschenwerk trägt, während das hintere Ende nur geringe Binnenflächenvergrösserungen aufweist. Von diesem Abschnitte gehen bei den Chamäleonten besondere Blindschläuche aus, die weit in die Leibeshöhle einragen. Sie deuten eine Einrichtung an, welche bei den Vögeln andere functionelle Beziehungen gewinnt.

Hier entstehen während der Embryonalperiode gleichfalls zipfelförmige Verlängerungen an der Oberfläche der Lunge, die sich aber mit anderen Organen in Verbindung setzen und luftführende Hohlräume bilden. Dieser pneumatische Apparat wird schliesslich aus häutigen, zwischen die Eingeweide eingebetteten Säcken oder in die Skelettheile eindringenden Schläuchen dargestellt. Im letzteren Falle treten an die Stelle des schwindenden Knochenmarks lufthaltige Räume, welche eine bleibende Verringerung des specifischen Gewichtes des Thieres bedingen. Ebenso entsteht durch die Füllung der zwischen die Eingeweide gelagerten Säcke eine vom Willen des Thieres abhängige Gewichtsminderung, welche wie die erstere das Flugvermögen unterstützt.

Bezüglich des feineren Baues wird für die Lunge der Vögel eine Verbindung der feinsten Räume unter einander angegeben. Das Lungenparenchym besitzt eine spongiöse Beschaffenheit. Bei den Säugethieren ist der lappige Bau auf die kleinsten Abschnitte der Lunge fortgesetzt und gibt sich auch äusserlich in grösseren Lappen zu erkennen.

In der Lagerung der Lungen ergeben sich bedeutendere Eigenthümlichkeiten. Die Lungen der Amphibien sowie der Eidechsen und Schlangen ragen in die Leibeshöhle. Jene der Schildkröten und Vögel sind an die dorsale Wand des Thorax gelagert und werden an ihrer vorderen Fläche vom Peritonaeum überkleidet. Bei den Crocodilen liegt jede Lunge in einem serösen Sacke, von dem sie einen Ueberzug erhält. Aehnlich

verhalten sich die Säugethiere, deren Lungen, mit einem Pleuraüberzuge bedeckt, die seitlichen Hälften der Brusthöhle einnehmen.

Leibeshöhle.

§ 128.

Bei allen Wirbelthieren trifft sich im Anschlusse an das Verhalten zahlreicher Wirbellosen die Sonderung eines den Rumpfdarm umgebenden Hohlraumes, welcher durch Spaltung des mittleren Keimblattes hervorgeht. Es ist also eine im mittleren Keimblatte auftretende Höhle, welche nach Maassgabe ihrer Ausbildung das Darmdrüsenblatt und die von ihm aus differenzirten Organe von den aus dem äusseren Keimblatte entstandenen Theilen trennt. Die Beschränkung dieses Sonderungsvorganges auf den Rumpftheil des Leibes scheint mit der Kiemenspaltenbildung am Kopfdarme in Zusammenhang zu stehen, indem letztere einer Annäherung jenes Vorganges nach vorne zu, wenigstens lateral eine Grenze setzt. Wie bei Wirbellosen stellt das Cölom eine einem Abschnitte des Gefässsystems zugetheilte Räumlichkeit dar, insofern sie mit dem lymphführenden Abschnitt desselben in Zusammenhang steht. Auch die bei vielen Wirbellosen bestehende directe Communication nach aussen fehlt nicht ganz, wenn sie auch nicht mehr in bedeutendem Maasse entwickelt ist. Sie findet sich in dem in der Nähe der Analöffnung gelegenen meist paarigen Porus abdominalis, der bei Cyclostomen, aber auch noch bei Gnathostomen vorkommt, wie bei den Selachiern, Chimären, bei Ceratodus, vielen Teleostiern, und in den Peritonealcanälen der Crocodile sein letztes, bei Schildkröten nur andeutungsweises Erscheinen findet. Auch ein offener Zusammenhang der Leibeshöhle mit dem excretorischen Apparat ist beachtenswerth, insoferne auch dadurch an niedere Zustände angeknüpft wird (s. Excretionsorgane).

Die gesammte Innenfläche des Cöloms besitzt eine Auskleidung von einer Epithelschichte, die an einer bestimmten Strecke besonders entfaltet das Keimepithel vorstellt. Von ihm aus geschieht die Sonderung der weiblichen Keimdrüsen. Im vorderen Abschnitte des Cöloms ist in den niederen Abtheilungen Flimmerepithel an bestimmten Stellen verbreitet. In Verbindung mit einer unterliegenden Bindegewebschichte constituirt das Epithel des Cöloms eine besondere Membran, das Peritonaeum, welches sich von der Wandung her (als parietales Blatt) auf die im Raume des Cöloms liegenden oder in ihn einragenden Theile (Eingeweide) fortsetzt und dieselben gleichfalls überkleidet (viscerales Blatt).

Bei den Anamnia ist das Cölom eine einheitliche Cavität, und erscheint ebenso noch bei den meisten Reptilien, doch ist bereits bei Crocodilen die Scheidung eines vorderen Abschnittes vom hinteren angebahnt. Bei den Säugethieren ist sie vollzogen. Der Zwerchfellmuskel trennt den hinteren Abschnitt des Cöloms als Bauchhöhle von einem vorderen, der die beiden Lungen enthält, und durch eine mediane, auch den Herzbeutel

enthaltende Scheidewand in zwei seitliche, die Lungen umschliessende Hälften (Pleurahöhlen) getrennt wird.

Gefässsystem.

§ 429.

Die ernährende Flüssigkeit der Wirbelthiere bewegt sich in abgeschlossenen Canälen mit selbständiger Wandung und nur selten nimmt diese Bahn einen lacunären Charakter an. Dadurch unterscheidet sich die Bahn von jener der Mollusken, schliesst sich aber enger an die bei Würmern bestehenden Verhältnisse an. Ihre Hohlräume bilden ein System von Canälen, ein Gefässsystem. Die Entstehung desselben knüpft ans mittlere Keimblatt an, sowie denn auch die Derivate desselben wesentlich die Träger der Gefässe sind. Die Hauptstämme besitzen eine mediane Lagerung und verzweigen sich nach der Gliederung des Körpers, in der allgemeinsten Anordnung an manche Einrichtungen Wirbelloser erinnernd. Diese Beziehungen kann man in dem Verhalten der Längsstämme zum respiratorischen Abschnitte des Darmcanals noch weiter begründet finden. Eine bedeutende Verschiedenheit tritt mit der Ausbildung eines Centralorgans für die Blutbewegung auf. Während dieses bei Arthropoden und Mollusken wie bei den meisten Würmern aus dem Dorsalgefäss oder einem Theile desselben entsteht, sehen wir es bei den Wirbelthieren aus einem ventralen Abschnitte gebildet. Die Duplicität der ersten Anlage des Herzens, wie sie bei höheren Wirbelthieren erkannt wurde (Kaninchen), kann nicht auf irgend einen bestimmten Gefässapparat bezogen werden, da uns ein solcher jenem ähnlicher nicht bekannt ist.

In den beiden grossen Gruppen der Wirbelthiere bieten sich bezüglich der Bewegungscentren der ernährenden Flüssigkeit bedeutende Verschiedenheiten dar, so dass wir den bei Amphioxus vorhandenen Apparat von jenem der Craniota trennen müssen. Bei dem ersteren erscheinen alle grösseren Gefässstämme contractil und erinnern dadurch an die bei Würmern bestehenden Einrichtungen. Die Fortbewegung des Inhaltes des Gefässsystems wird an vielen Stellen gefördert, ohne dass eine vor der andern bevorzugt wäre. Bezüglich der Anordnung dieser Gefässe ergibt sich Folgendes: Unter dem respiratorischen Abschnitte des Darmcanals zieht ein in regelmässigen Abständen Aeste zum Kiemengitter entsendender Längsstamm hin, diese Aeste sind Kiemenarterien. Sie sammeln sich in einen über den Kiemen gelagerten Stamm, die Aorta, von wo aus weitere Vertheilungen im Körper vor sich gehen. Jede Kiemenarterie besitzt an ihrem Ursprunge in einer contractilen Anschwellung eine herzartige Bildung. Das vorderste Paar der Kiemenarterien läuft in zwei den Mund umziehende, ebenfalls contractile Bogen aus und verbindet sich zum Anfang jener Aorta. Von diesem Gefässstamme aus findet eine Vertheilung von arteriellen Blutgefässen in den Körper statt.

Die Kenntniss dieser die Blutflüssigkeit vertheilenden Bahnen ist noch wenig sicher und ebenso bedürfen die rückführenden Gefässe noch einer genaueren Untersuchung. Das Vorkommen contractiler Strecken auch an diesem Abschnitte des Gefässsystems scheint jedoch festzustehen. Jedenfalls bietet der gesammte Apparat nur ganz im Allgemeinen Anknüpfungspunkte mit dem Gefässsystem der Cranioten, und ist vielmehr der Ausdruck der auch sonst zwischen beiden Abtheilungen bestehenden Kluft.

Die Blutflüssigkeit von Amphioxus ist farblos, und führt sehr kleine, indifferente Zellen als Formbestandtheile.

§ 430.

Die Cranioten besitzen im Herzen ein einheitliches Organ für die Bewegung der ernährenden Flüssigkeit, und sind überdies noch durch eine Differenzirung der Kreislaufbahnen ausgezeichnet, wodurch die ernährende Flüssigkeit selbst in zwei Kategorieen geschieden wird. Ein Theil der beim Umlaufe durch den Körper in die Gewebe ausgetretenen, dieselben durchtränkenden Flüssigkeit sammelt sich in besonderen Bahnen, und wird dem Hauptstrome wieder zugeführt. Diese Flüssigkeit ist die Lymphe, ihre Bahn bildet das Lymphgefässsystem. Die von dem Herzen direct ausgehenden und in dasselbe zurückführenden Gefässe stellen das Blutgefässsystem vor. Die Lymphbahnen nehmen, soweit sie in der Darmwand verbreitet sind, das durch den Verdauungsprozess gebildete plastische Material, den Chylus, auf und führen ihn in den Blutstrom über. Sie liefern dem letzteren somit einen Ersatz für den auf dem Umlaufe durch den Körper in Folge des Stoffwechsels beständig stattfindenden Verbrauch. Das Lymphgefässsystem bildet damit einen wichtigen Abschnitt des gesammten Gefässsystems. Letzteres hat sich also hier wesentlich complicirt, und erscheint in dieser Gliederung in jene beiden Theile weit höher ausgebildet als die bei den Acrania und bei allen Wirbellosen bestehenden Einrichtungen.

Mit der Scheidung der ernährenden Flüssigkeit in Blut und Lymphe geht auch eine Differenzirung der Formbestandtheile dieser Flüssigkeiten einher. Jene der Lymphe erscheinen als indifferente, den Blutzellen der meisten Wirbellosen ähnliche Zellen. Die Formelemente des Blutes besitzen in ihrem ersten Entwickelungszustande die gleiche Beschaffenheit mit jenen, gestalten sich aber dann zu farbstoffhaltigen Körperchen von bestimmter, nach den einzelnen Abtheilungen verschiedener Form. Sie bedingen durch ihre Menge die Färbung des Blutes im Gegensatz zur farblosen Lymphe.

Abgesehen von Grösse-Differenzen kommen die Lymphzellen der Wirbelthiere mit einander überein. Dagegen bieten die an sich viel differenteren Blutzellen auch unter sich ziemliche Verschiedenheiten. Den Zellencharakter, soweit er aus dem Kerne hervorgeht, besitzen sie alle, wenn auch bei den Säugethieren nur in der Fötalperiode. Ebenso allgemein ist

den Blutkörperchen die platte, scheibenartige Gestalt. Bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln sind sie dabei oval und biconvex, da die Mitte jeder Fläche einen leichten Vorsprung bildet. Biconcave runde Scheiben stellen sie bei Säugethieren vor, doch bestehen bei einzelnen (z. B. Tylopoden) auch ovale Formen. Bezüglich der Grösse sind jene der Dipnoï und Amphibien (besonders von Proteus, Siren u. a.) die bedeutendsten. Bei der wichtigen Rolle, welche den Blutkörperchen als Trägern der Gase in der Oekonomie der Wirbelthiere zukommt, ist deren Zahl, wie ihr Volum und die damit von ihnen repräsentirte Oberfläche von grösster Wichtigkeit. In den höheren Abtheilungen bietet die relative Blutmenge nur geringe Schwankungen, und ebenso erscheint das Volumverhältniss zwischen Plasma und Blutkörperchen in keinen bedeutenden Differenzen. Dagegen ergibt sich gemäss der Vertheilung der gesammten Blutkörperchensubstanz auf grössere oder kleinere Formelemente ein bedeutender Unterschied zwischen den kalt- und warmblütigen Abtheilungen und von den ersteren wieder zwischen Reptilien und Amphibien, von denen die letzteren auch in dieser Hinsicht sich bedeutend tiefer stellen.

WELCKER, H., Zeitschr. f. rationelle Med. XX. p. 290; und Arch. f. Mikrosk. VIII.

Herz und Arteriensystem.

§ 431.

Das Herz aller Craniota besteht in einem gewissen Stadium aus einem einfachen Schlauche. Allmählich länger werdend als der ihm zugewiesene Raum, legt er sich in eine S-förmige Schlinge, und geht damit in die Form über, die dem Herzen später zukommt. Mit der Umformung verbindet sich die Sonderung in zwei Abschnitte. Davon empfängt der hintere das Blut und übergibt es dem vorderen, der es in Gefässbogen zu einem längs des Axenskeletes verlaufenden Arterienstamme leitet, von welchem die fernere Vertheilung im Körper ausgeht. Man bezeichnet den ersten Abschnitt des Herzens als Vorhof, den zweiten als Kammer. Ein besonderer, gleich beim ersten Auftreten des Herzens vorhandener Raum umschliesst Kammer und Vorkammer als Pericardialhöhle, deren Wandung den Herzbeutel (Pericardium) vorstellt.

Diesen einfachen Zustand des Herzens treffen wir bei den Fischen. Eine Kammer und eine Vorkammer bilden die beiden Hauptabschnitte. Die letztere empfängt aus einem dicht hinter ihr, und nur zum Theil ausserhalb des Pericardiums gelagerten Sinus venöses Blut. Sie bietet in der Regel beiderseits Ausbuchtungen, welche gegen die vor ihr gelegene Kammer sich verlängern (Auriculae). Ihrer Function gemäss verhalten sich die Wände des Herzens. Eine nur dünne nach innen netzförmig vorspringende Muskelschicht besitzt die Vorhofswand. Sie hat das Blut nur in die Kammer zu treiben. Bedeutender ist die Leistung der Kammerwand, die demgemäss ein mächtiges Maschenwerk von Muskel-

balken besitzt. Dieses springt nach innen vor und verkleinert damit den eigentlichen Binnenraum der Kammer. Dafür erfolgt eine Compensation durch den Zusammenhang der Maschenräume der Kammerwand mit der Höhle der Kammer. Zwei membranöse Klappen finden sich am Ostium atrioventriculare (Fig. 324. *o*) und verhindern eine Rückstauung des Blutes. Ebensolche Taschenklappen finden sich meist zu drei am Ostium arteriosum der Kammer. Die mechanischen Vorrichtungen zur Direction des Blutstromes sind hiemit ursprünglich an beiden Ostien der Kammer wesentlich gleiche. Der Binnenraum der Kammer setzt sich in den von letzterer abgehenden Arterienstamm fort, der mit einer Erweiterung (Bulbus arteriosus) beginnt. Der hieran angeschlossene Theil der Kammer erscheint bei Selachiern und Chimären als eine Verlängerung, in deren Wand die Muskulatur der Kammer eine ringförmige Anordnung gewonnen hat. Dieser Abschnitt des Herzens ist der Conus arteriosus (*B*). Seine Abgrenzung vom Bulbus arteriosus bilden drei taschenförmige Klappen. Hinter diesen findet sich noch eine Anzahl in Längsreihen geordneter Klappen im Conus arteriosus. Ein ähnliches Verhalten bieten auch alle Ganoïden. Bei den Teleostiern dagegen ist der Conus arteriosus nur selten mehr erkennbar, und von den Klappen bestehen fast immer nur zwei an der Grenze gegen den Arterienbulbus. Ceratodus besitzt Rudimente von zwei Klappenreihen hinter den vier an der Grenze des Conus stehenden Taschenklappen. Bei Protopterus bilden Längsfalten die Andeutung einer Scheidung des Conus.



Fig. 324. Herz von Squatina vulg. Die vordere Wand der Kammer und des Conus art. ist entfernt. *A* Vorhof. *V* Kammer. *B* Conus arteriosus. *o* Ost. atrioventriculare. *a* Kiemenarterien.

Die Rückbildung des Conus arteriosus der Teleostier ist von einer Ausbildung des Bulbus begleitet, in dessen Wand eine Vermehrung des glatten Muskelgewebes stattfindet. Er gewinnt damit den Anschein eines selbständigen Abschnittes der mit dem Conus arteriosus nicht confundirt werden darf. Mit Ausnahme der Dipnoï führt das Herz der Fische ausschliesslich venöses Blut.

§ 432.

Der Stamm der Kiemenarterie lagert bei allen Fischen unter dem Kiemengerüste, und entsendet längs der Bogen des letzteren seine Aeste. Diese gehen während früherer Entwickelungsstadien unmittelbar in ein jederseits an der Schädelbasis verlaufendes Längsgefäss über, von welchem eine Arterie zum Kopfe, vorzüglich zum Gehirn und Auge sich fortsetzt (Carotis interna). Nach hinten vereinigen sich beide Längsstämme (Aortenwurzeln) zu einem unpaaren Hauptstamme, der Aorta. Vergl. Fig. 325. Mit der Entwickelung der Kiemenblättchen an den Kiemenbogen entfaltet

sich allmählich in ersteren ein Gefässnetz von den Arterienbogen her. Mit der Ausbildung dieses Gefässnetzes werden die Arterienbogen aufgelöst. Jeder von ihnen wird durch ein Capillarnetz ersetzt, zu welchem ein Ast der Kiemenarterie tritt, und aus welchem eine Arterie als Kiemenvene hervorkommt, um in die Bildung der Aorta einzugehen. Das aus dem Magen durch die Kiemenarterien den Kiemen zugeführte Blut ist aber venöses Blut, da es aus dem Körperkreislaufe zum Herzen zurückkehrte; mit der Vertheilung durch das Capillarnetz der Kiemen wird es wieder arteriell und gelangt als solches durch die Kiemenvenen in die Aorta und damit zum Umlauf durch den Körper.

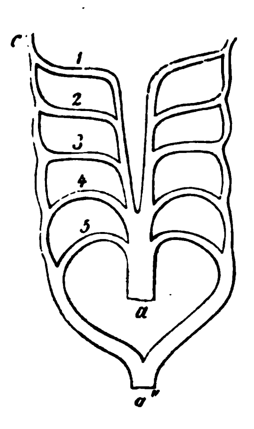


Fig. 325. Schema der Arterienbogen. 1—5. *a* Kiemenarterie. *a''* Aorta. *c* Carotis.

Die Zahl der aus dem Arterienbulbus kommenden Kiemenarterien entspricht der Anzahl der in Thätigkeit befindlichen Kiemen. Bei den Cyclostomen und den Selachiern ist sie am bedeutendsten. Fünf Paare kommen auch noch bei Ganoïden vor, während bei den Knochenfischen nur während des Embryonalstadiums eine grössere Anzahl (6—7) Arterienbogen vorhanden ist. Die beiden vordersten dem Kiefer- und Zungenbeinbogen angehörigen gehen entweder keine Beziehungen zu Kiemen ein, oder die dem Zungenbeinbogen angehörige Kieme ist nur in vorübergehender Function (Opercularkieme). Durch Verkümmerung der hintersten, dem rudimentär werdenden letzten Kiemenbogen angehörigen Kieme wird eine Minderung auf vier, ja sogar auf drei Paare gegeben.

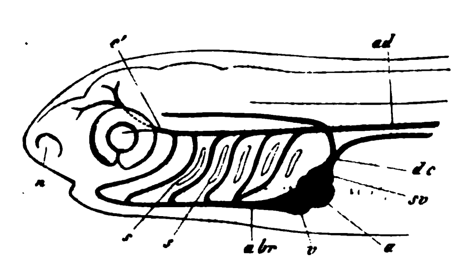


Fig. 326. Kopf eines Teleostier-Embryo mit der Anlage des Gefässsystems. (Schema.) *a* Vorhof. *v* Kammer. *abr* Kiemenarterie. *c* Carotis. *ad* Aorta. *s* Kiemenspalten. *n* Nasengrube. *sv* Sinus venosus. *dc* Ductus Cuvieri.

Die Vertheilung der Ursprünge dieser Kiemenarterien kommt auf mannichfache Weise zu Stande. Sie entspringen entweder paarweise vom einfachen, mit Abgabe des letzten Paares endenden Hauptstamme, oder einige gehen jederseits aus einem gemeinsamen kurzen Stamme hervor, wie dies besonders für die hinteren Kiemenarterien der Selachier, auch mancher Ganoïden und Teleostier der Fall ist, oder der Hauptstamm der Kiemenarterie theilt sich gleich an seinem Ursprunge in zwei seitliche Aeste, von denen die einzelnen Kiemenarterien als Zweige hervorgehen (z. B. bei Bdellostoma unter den Myxinoiden).

§ 433.

Von grösstem umgestaltenden Einfluss ist das Auftreten von Lungen, welche durch Uebernahme der vorher von den Kiemen besorgten Function bedeutende Aenderungen in der Anordnung der grossen Gefässstämme hervorrufen. Nicht minder äussert sich diese Veränderung im Bau des Herzens, wofür die Dipnoï ein interessantes Beispiel liefern, indem hier eine Trennung der Räume des Herzens beginnt. Bei Lepidosiren setzt sich von der Vorhofswand ein Maschenwerk von Muskelbalken als eine Art von Scheidewand durch den Vorhof fort. Letzterer zerfällt dadurch in einen rechten und linken Abschnitt, die beide jedoch zwischen den Balken viele Verbindungsstellen besitzen, und auch mit gemeinsamer Oeffnung in die Kammer einmünden. Der Venensinus mündet dann in die rechte Vorkammer und in die linke senkt sich eine Lungenvene ein. Muskulöse Vorsprünge lassen auch in der Kammer eine Scheidung beginnen. Dem entspricht die Trennung des Lumens des Arterienbulbus in zwei Räume, von denen jeder besondere Arterien entspringen lässt. Diese bilden drei, längs der vordern Kiemenbogen hinziehende Gefässe, von welchen das vorderste jederseits mit dem zweiten sich verbindet, und mit dem anderseitigen eine Aorta herstellt (*ao*). Diese beiden Gefässe gehen keine Beziehungen zu Kiemen ein. Der dritte Bogen lässt Kiemenarterien entspringen, verbindet sich noch durch einen engen Gang (*b*) mit der Aortenwurzel, und setzt sich dann als Lungenarterie (*p*) fort. Dieser Bogen verhält sich somit als Arteria branchio-pulmonalis, und die beiden vordern Bogen stellen, da sie keine Kiemengefässe entsenden, Aortenbogen dar.



Fig. 327. Aortenbogen von Lepidosiren paradoxa. *a* Kiemenarterienstamm. 1 2 3 Arterienbogen, die beiden ersten sich in die Aorta vereinigend. *p* Lungenarterie. *b* Ductus Botalli. *br* Kiemenspalten. *br'* Nebenkieme. *ao* Aorta. *c* Arteria coeliaca. *oe* Oesophagus. (Nach Hyrtl.)

In ähnlichem Verhalten treffen wir den Circulationsapparat der Amphibien. An deren Vorkammer ist die Scheidung bei den meisten vollzogen, bei manchen unvollständig, wie bei Proteus; auch bei Salamandra bleibt noch eine Oeffnung im Septum bestehen. Körpervenen münden in den rechten, Lungenvenen in den linken Vorhof. Die Kammer ist einfach, und besitzt nur Andeutungen einer Scheidewand. Membranöse Taschenklappen am Ostium atrioventriculare verhalten sich ähnlich wie bei den Fischen. Aus der Kammer entspringt ein muskulöser Arterienbulbus (Fig. 328 *ba*), in welchem die bei Lepidosiren im Beginn getroffene Scheidung sich vollzogen hat. Er entsendet anfänglich bis zu fünf Paaren Arterienbogen, die bis auf vier oder drei sich rückbilden. Wie bei den Fischen entwickelt sich vom Herzen aus ein Gefässnetz zu den Kiemen.

Damit scheidet sich der Arterienbogen in einen zu- und einen abführenden Abschnitt: eine Kiemenarterie und eine Kiemenvene, zwischen denen das Capillarnetz liegt. Die Kiemenvenen bilden die Wurzeln der Aorta.

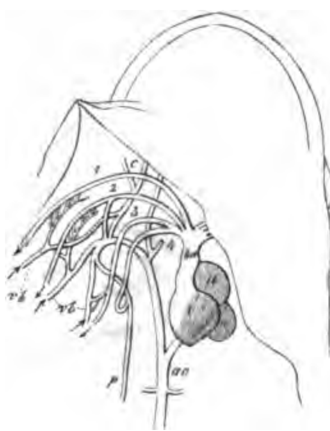


Fig. 328. Herz und Arterienstämme einer Larve von Triton. *a* Vorhof. *v* Kammer. *ba* Arterienbulbus. 1—4 Arterienbogen, davon die ersten drei als Kiemenarterien erscheinen. *c* Carotis. *p* Lungenarterie. *ao* Aorta. *vb* Kiemenvenen. (Nach M. Rusconi.)

Jede Kiemenarterie steht jedoch mit der bezüglichen Kiemenvene durch einen Ductus arteriosus, eine Strecke des ursprünglichen Arterienbogens, in Zusammenhang. Die letzte Kiemenarterie sendet, mit der Entwickelung der Lungen, ähnlich wie bei Lepidosiren, einen Zweig zur Lungenarterie, oder diese (*p*) ist die directe Fortsetzung jenes Gefässes.

Die Rückbildung der Kiemen ruft bei einem Theile der Amphibien eine Aenderung des bei den Perennibranchiaten fortbestehenden Gefäss-Apparates hervor. Zunächst entwickeln sich die zwischen Kiemenarterien und Kiemenvenen bereits bestehenden directen Verbindungen (vergl. Fig. 328) so, dass einige Arterienbogen direct aus dem Herzen in die Aortenwurzeln sich fortsetzen. Der letzte, bereits die Pulmonalarterie entsendende Bogen entwickelt sich zum Stamme dieser Arterie und behält entweder nur unansehnliche Verbindungen (Ductus arteriosus) mit der Aortenwurzel bei, oder gibt auch diese auf und erscheint als selbständiges Gefäss. So verbinden sich ähnlich wie bei Lepidosiren mehrere Arterienbogen zur Aortenwurzel, indess einer der primitiven Gefässbogen zur Lungenarterie wird. Sowohl die Einrichtung des Herzens als auch das Verhalten der grossen Gefässstämme gestattet eine Mischung der beiden Blutarten.

Brücke, E., Denkschr. d. Wien. Acad. I.

§ 434.

Ein bedeutender Schritt in der Differenzirung der Kreislauforgane geschieht bei den Reptilien, deren Herz seine Lage in grösserer Entfernung vom Kopfe erhält. Es rückt von seiner Bildungsstätte aus allmählich nach hinten und wird in die Brusthöhle eingebettet, welche Lage es nunmehr bei allen Amnioten behält. Der Kammerabschnitt besitzt meist eine längliche Gestalt, breit ist er bei Schildkröten (Fig. 330) und manchen Sauriern. Von beiden stets durch ein Septum von einander geschiedenen Vorhöfen nimmt der rechte wie bei den Amphibien die Körpervenen, der linke die Lungenvenen auf. Ersterer ist stets von grösserem Umfange. Die stark muskulöse Kammerwand setzt sich besonders bei Schlangen, Schildkröten und Sauriern in ein den Binnenraum der Kam-

mer verkleinerndes Maschenwerk fort, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien. Durch ein solches Maschennetz wird auch grösstentheils die Kammerscheidewand dargestellt, nur dass einzelne Muskelbalken hier stärker entwickelt erscheinen. Die rechte Hälfte der Kammer empfängt venöses, die linke arterielles Blut, und danach können beide Abschnitte unterschieden werden. Die Unvollständigkeit der Trennung der beiderseitigen Räume wird durch mancherlei Einrichtungen wenigstens theilweise compensirt. Hieher gehört das Vorkommen einer Muskelleiste, welche den die Lungenarterie abgebenden Raum von dem übrigen Kammerraum partiell abschliessen kann. Vollständig ist die Scheidung der Kammer bei den Crocodilen.

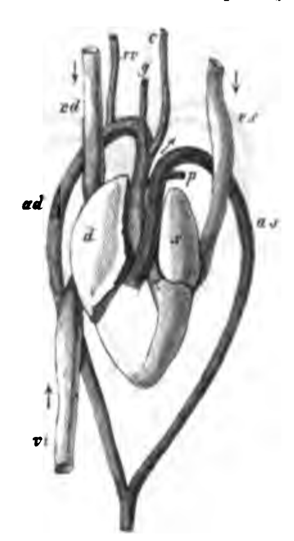


Fig. 329. Herz und Arterien einer Schlange (Boa) *d* rechter, *s* linker Vorhof. *c* Carotis. *ad* rechter, *as* linker Aortenbogen. *p* Lungenarterie. *c* Carotis.

Die membranösen Klappen des Ostium atrioventriculare sind an der rechten Herzhälfte bedeutender entwickelt. Bei den Crocodilen ist rechterseits nur eine dieser Klappen vorhanden, die längs des Septum der Ventrikel sich erstreckt, die andere wird durch einen Vorsprung der lateralen Muskelwand der Kammer vertreten. Der äusserlich einfache Arterienbulbus geht scheinbar aus der rechten Kammer hervor. Er ist jedoch in mehrfache Canäle gesondert, die mit beiden Kammern in Verbindung stehen. Am Ursprunge der Arterien sind Taschenklappen angebracht.

Von den fünf primitiven Arterienbogen sind die beiden ersten vergänglich, und die übrigen erleiden nach den einzelnen Abtheilungen verschiedene Umgestaltungen. Bei den Sauriern bleibt jederseits der dritte bestehen und verbindet sich rechts mit dem vierten, der wie die beiden dritten, aus dem von der linken Kammer stammenden Gefässe hervorgeht. Der vierte linke, mit dem dritten seiner Seite verbundene Arterienbogen correspondirt dagegen mit der rechten Herzkammer. Der fünfte Bogen wird jederseits zum Theile in die anfänglich nur aus ihm entspringenden Pulmonalarterien übergenommen, die mit der Differenzirung des primitiven Aortenbulbus vom Pulmonalarterienstamme abgehen. Somit entstehen jederseits zwei Aortenbogen, von denen einer, der zweite linke, venöses Blut führt. Er steht jedoch mit dem vorhergehenden in peripherer Verbindung, so dass eine Mischung der Blutarten stattfinden muss. Bei den Ophidiern ist die Verbindung des ersten persistenten Bogenpaares der Saurier mit dem zweiten meist vollständig verschwunden, wodurch dieser Abschnitt nebst seiner Fortsetzung zur inneren Carotis wird. Bei den Schildkröten ist der rechte arterielle (Fig. 330 *ad*) wie der linke venöse Aorten-

Damit scheidet sich der Arterienbogen in einen zu- und einen abführenden Abschnitt: eine Kiemenarterie und eine Kiemenvene, zwischen denen das Capillarnetz liegt. Die Kiemenvenen bilden die Wurzeln der Aorta.

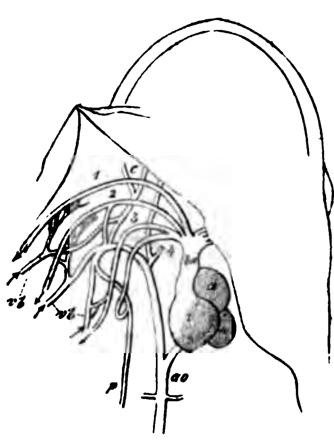


Fig. 328. Herz und Arterienstämme einer Larve von Triton. *a* Vorhof. *v* Kammer. *ba* Arterienbulbus. 1–4 Arterienbogen, davon die ersten drei als Kiemenarterien erscheinen. *c* Carotis. *p* Lungenarterie. *ao* Aorta. *rb* Kiemenvenen. (Nach M. RUSCONI.)

Jede Kiemenarterie steht jedoch mit der bezüglichen Kiemenvene durch einen Ductus arteriosus, eine Strecke des ursprünglichen Arterienbogens, in Zusammenhang. Die letzte Kiemenarterie sendet, mit der Entwickelung der Lungen, ähnlich wie bei Lepidosiren, einen Zweig zur Lungenarterie, oder diese (*p*) ist die directe Fortsetzung jenes Gefässes.

Die Rückbildung der Kiemen ruft bei einem Theile der Amphibien eine Aenderung des bei den Perennibranchiaten fortbestehenden Gefäss-Apparates hervor. Zunächst entwickeln sich die zwischen Kiemenarterien und Kiemenvenen bereits bestehenden directen Verbindungen (vergl. Fig. 328) so, dass einige Arterienbogen direct aus dem Herzen in die Aortenwurzeln sich fortsetzen. Der letzte, bereits die Pulmonalarterie entsendende Bogen entwickelt sich zum Stamme dieser Arterie und behält entweder nur unansehnliche Verbindungen (Ductus arteriosus) mit der Aortenwurzel bei, oder gibt auch diese auf und erscheint als selbständiges Gefäss. So verbinden sich ähnlich wie bei Lepidosiren mehrere Arterienbogen zur Aortenwurzel, indess einer der primitiven Gefässbogen zur Lungenarterie wird. Sowohl die Einrichtung des Herzens als auch das Verhalten der grossen Gefässstämme gestattet eine Mischung der beiden Blutarten.

BRÜCKE, E., Denkschr. d. Wien. Acad. I.

§ 434.

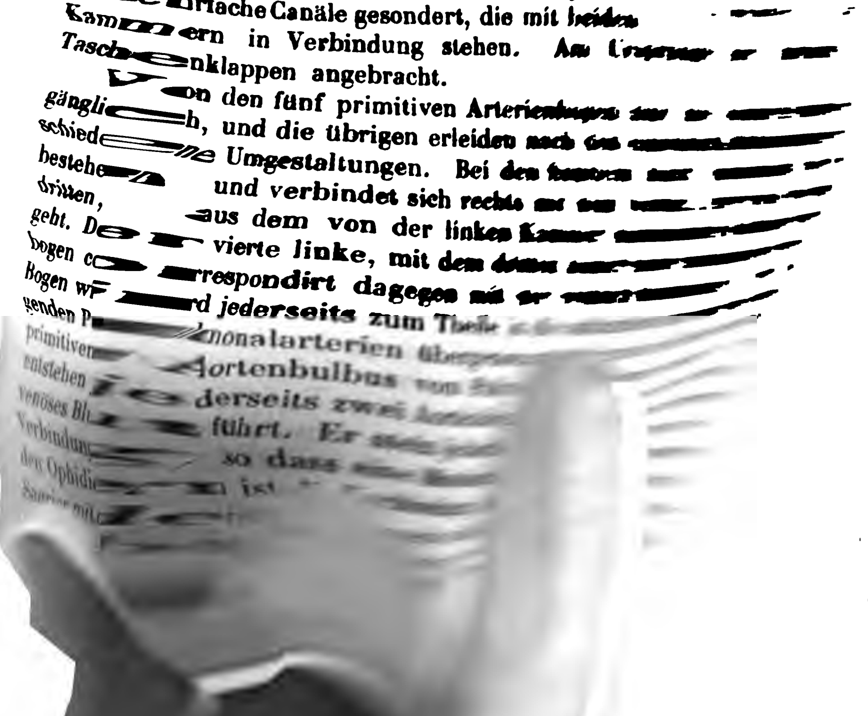
Ein bedeutender Schritt in der Differenzirung der Kreislauforgane geschieht bei den Reptilien, deren Herz seine Lage in grösserer Entfernung vom Kopfe erhält. Es rückt von seiner Bildungsstätte aus allmählich nach hinten und wird in die Brusthöhle eingebettet, welche Lage es [illegible] mehr bei allen Amnioten behält. Der Kammerabschnitt besitzt [illegible] längliche Gestalt, breit ist er bei Schildkröten (Fig. 330) und [illegible] Sauriern. Von beiden stets durch ein Septum von einand[illegible] denen Vorhöfen nimmt der rechte wie bei den Amphibien [illegible] venen, der linke die Lungenvenen auf. Erst[illegible] Umfange. Die stark muskulöse [illegible] Schlangen, Schildkröten und S[illegible]

mer verkleinerndes Maschenwerk fort, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien. Durch ein solches Maschennetz wird auch grösstentheils die Kammerscheidewand dargestellt, nur dass einzelne Muskelbalken hier stärker entwickelt erscheinen. Die rechte Hälfte der Kammer empfängt venöses, die linke arterielles Blut, und danach können beide Abschnitte unterschieden werden. Die Unvollständigkeit der Trennung der beiderseitigen Räume wird durch mancherlei Einrichtungen wenigstens theilweise compensirt. Hieher gehört das Vorkommen einer Muskelleiste, welche den die Lungenarterie abgebenden Raum von dem übrigen Kammerraum partiell abschliessen kann. Vollständig ist die Scheidung der Kammer bei den Crocodilen.



Die membranösen Klappen des Ostium atrioventriculare sind an der rechten Herzhälfte bedeutender entwickelt. Bei den Crocodilen ist rechterseits nur eine dieser Klappen vorhanden, die längs des Septum der Ventrikel sich erstreckt, die andere wird durch einen Vorsprung der lateralen Muskelwand der Kammer vertreten. Der äusserlich einfache Arterienbulbus geht scheinbar [illegible] der rechten Kammer hervor. Er ist jedoch in [illegible]rfache Canäle gesondert, die mit beiden Kammern in Verbindung stehen. Am [illegible] Taschenklappen angebracht.

[illegible] den fünf primitiven Arterien[illegible] gängli[illegible]h, und die übrigen erleiden [illegible] schied[illegible] Umgestaltungen. Bei [illegible] besteh[illegible] und verbindet sich rechts [illegible] dritten, [illegible] aus dem von der linken Kammer [illegible] geht. De[illegible] vierte linke, mit dem [illegible] bogen c[illegible] correspondirt dagegen mit [illegible] Bogen w[illegible]d jederseits zum Theil [illegible]



genden P[illegible] [illegible]onalarterien [illegible] primitiven [illegible] Aortenbulbus [illegible] entstehen [illegible] derseits zwei [illegible] venöses Bl[illegible] führt. Er [illegible] Verbindung [illegible] so dass [illegible] den Ophidi[illegible] ist [illegible] Saurier mit [illegible]

es / de / geht / nde, / etzes, / jenen / ppe im / ammen- / gen zur / n Ostium / gethieren / in der / Muskel- / en Säuge- / skelbalken

bogen (*as*) mit den aus dem letzten primitiven Bogenpaare hervorgegangenen Pulmonalarterien (*pd. ps*) durch einen Botallischen Gang in Zusammenhang. Dieser ist bei den Crocodilen verschwunden, so dass also hier aus der linken Kammer ein den rechten Aortenbogen und die Carotiden entsendender Gefässstamm entspringt, während aus der rechten Kammer ein linker Aortenbogen und die Pulmonalarterie entspringen. Von der primitiven Verbindung dieser Gefässstämme erhält sich bei den Crocodilen im Arterienbulbus eine Communication zwischen dem arteriellen und venösen Stamme als Foramen Panizzae. Für die Mischung der Blutarten ist dieses jedoch wohl nur von geringem Belange.

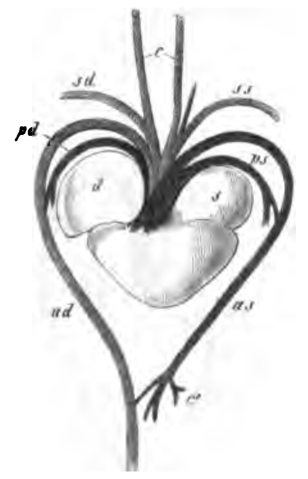


Fig. 330. Herz und Arterienstämme einer Schildkröte (Chelydra). Bezeichnung wie in voriger Figur.

Im engeren Anschlusse an den Gefässapparat der Reptilien, besonders der Crocodile, findet sich jener der Vögel. Aber es besteht bei diesen insoferne eine bedeutende Weiterbildung, als sowohl im Herzen als auch in den grossen Arterienstämmen die Scheidung des arteriellen und venösen Blutes vollzogen ist. Am Herzen erscheinen die Vorhöfe kleiner durch geringere Ausbildung ihres vorderen (ventralen) Abschnittes. Die Muskulatur der Kammerwand ist besonders linkerseits bedeutend verstärkt. Die rechte Kammer legt sich mantelförmig um einen grossen Theil der linken. Die Atrioventricularklappe der rechten Kammer wird durch eine das Ostium von aussen her umziehende von der Kammerwand her einragende muskulöse Leiste (Muskelklappe) vorgestellt, indess die bei Crocodilen noch bestehende zweite, membranöse Klappe selten in Spuren besteht. Am linken Ostium kommt eine mit der Kammerwand durch Sehnenfäden verbundene Klappe vor. Die Reductionen der primitiven Arterienbogen entsprechen jenen der Reptilien, vorzüglich der Schlangen und Crocodile. Allein der linke Aortenbogen gelangt nicht zur bleibenden Ausbildung. Es besteht demnach nur ein einziger, rechter, Aortenbogen, der aus der linken Kammer entspringt. Mit ihm entspringen zwei Arterienstämme, Art. brachiocephalicae, welche sich je in eine Carotis communis und eine Subclavia theilen. Reste eines linken Aortenbogens erhalten sich zuweilen bei Raubvögeln in Form eines ligamentösen Stranges, der den Verlauf des Gefässes andeutet. Die aus dem letzten primitiven Arterienbogen hervorgegangene Pulmonalarterie ist somit der einzige aus der rechten Kammer entspringende Arterienstamm.

Fritsch, G., Zur vergl. Anatomie der Amphibienherzen. Arch. f. Anat. u. Physiolog. 1869.

§ 435.

Das Herz der Säugethiere kommt in der vollkommenen Trennung beider Hälften mit jenem der Vögel überein. Allein aus seinem Bau, wie aus der Anordnung der grossen Gefässstämme tritt doch eine bedeutsame Verschiedenheit hervor. Nur die Anlage sowohl des Herzens als des gesammten, gleichfalls eine Mehrzahl von Bogenpaaren besitzenden Arterien-Systemes ist gemeinsam. Während des Embryonalzustandes erhält sich die Communication zwischen beiden Vorhöfen, bei den Beutelthieren durch eine schlitzförmige Oeffnung, bei den placentalen Säugethieren durch eine grössere Lücke (Foramen ovale) dargestellt. Diese Verbindung gestattet dem aus der Umbilicalvene durch die Vena cava inferior in die rechte Vorkammer gelangenden Blute den Eintritt in die linke Kammer und von da die Vertheilung in den Körperkreislauf durch die Aorta. Bei den Monodelphen wird die Oeffnung durch das Vorwachsen einer gegen den linken Vorhof gerichteten Scheidewand (Valvula foraminis ovalis) allmählich geschlossen, so dass nach der Geburt eine vollständige Trennung der Vorkammern entsteht. Die Umgrenzungsstelle des ursprünglichen Foramen ovale bleibt als ein ringförmiger Wulst auch später unterscheidbar. Der vorderste (ventrale) Abschnitt des Raumes beider Vorkammern bildet bei den Säugethieren eine unansehnliche, beiderseits verschieden gestaltete Verlängerung, die »Herzohren«. Sie entsprechen dem grössten Theile der Vorhöfe der unteren Classen, indem der hintere Vorhofsraum wenigstens rechterseits aus einem bei jenen vom Vorhofe getrennten Venensinus gebildet wird (vergl. unter Venensystem). Die Herzohren der Säugethiere sind daher Rückbildungen des vorderen Vorhofsabschnittes.

Wichtige Veränderungen bieten die Atrioventricularklappen. An deren Stelle bestehen in sehr frühen Stadien einfache häutige Duplicaturen, wie sie bei Fischen, Amphibien und auch noch bei Reptilien fungiren. Die Ventrikel zeigen bei verhältnissmässig kleinem Binnenraume ihre Wand aus demselben spongiösen Muskelgewebe gebildet, wie wir es in den vorhin genannten Classen auch noch im ausgebildeten Zustande antreffen. Allmählich verdicken sich die Balken und ein Theil davon geht in die compactere Herzwand über. Der mehr nach innen zu verlaufende, das Lumen des Kammerraumes begrenzende Theil dieses Balkennetzes, welcher am Umfange des venösen Ostiums inserirt, setzt sich mit jenen Klappenmembranen in Verbindung. Indem der freie Rand der Klappe im Wachsthume zurückbleibt, und nur der mit den Muskelbalken zusammenhängende Theil sich erhält, gelangt die Klappe in innige Beziehungen zur Kammerwand, so dass von letzterer her Muskelbalken in eine am Ostium entspringende Membran übergehen. Dieser bei den meisten Säugethieren vorübergehende Zustand bleibt bei Monotremen (Ornithorhynchus) in der rechten Kammer bestehen. Von der Ventrikelwand entspringende Muskelbalken gehen in eine membranöse Klappe über. Bei allen übrigen Säugethieren geht aus diesem Zustand ein anderer hervor. Die Muskelbalken

ziehen sich gegen die Kammerwand zurück, bilden sich damit zu den Papillarmuskeln aus, indess ihr vorderer zur Klappe verlaufender Theil durch Sehnenfäden (Chordae tendineae) vorgestellt wird. Die übrigen spongiösen Muskelnetze der Kammerwand bleiben als Trabeculae carneae bestehen. Die Atrioventricularklappen sind somit sammt den Chordae tendineae Differenzirungen eines Theiles des primitiven muskulösen Balkennetzes, welches mit primitiven Klappen sich in Verbindung gesetzt hat. Die gleichen Klappen in der linken Kammer des Vogelherzens nehmen auf die gleiche Art ihre Entstehung. Aus den Arterienbogen der Embryonalanlage differenziren sich bei den Säugethieren die grossen Arterienstämme in etwas anderer Anordnung. Die beiden ersten Bogen schwinden vollständig, der dritte stellt, wie sonst, einen Theil der Carotis her. Der vierte geht rechts in die Subclavia über, während er linkerseits den Aortenbogen hervorgehen lässt, von welchem die linke Subclavia selbständig entspringt. Carotiden und rechte Subclavia sind mit dem Anfange der Aorta vereinigt. Ein linker Aortenbogen ist also bei den Säugethieren der Hauptstamm des arteriellen Gefässsystems. Aus dem fünften Bogen bildet sich die Art. pulmonalis, die linkerseits während des Fötallebens durch einen Ductus arteriosus (Ductus Botalli) mit dem Aortenbogen communicirt. Das in die rechte Kammer gelangende Blut der oberen Hohlvene wird dadurch von den Lungen ab und in die absteigende Aorta eingeleitet, die also bis zur Geburt gemischtes Blut führt. Nach der Geburt schwindet die Communication zwischen der Pulmonalarterie und Aorta descendens und der betreffende Abschnitt (*b*) jenes Gefässes wird in einen Strang (Ligamentum Botalli) umgewandelt.

SABATIER, A., Études sur le coeur et la circulation centrale dans la série des vertébrés. Montpellier 1873.

§ 436.

Die Körperarterien der Wirbelthiere nehmen bei Allen im frühesten Zustande ihren Ursprung aus dem Bulbus arteriosus. Bei den durch Kiemen athmenden wird das aus dem Bulbus entspringende arterielle Bogensystem (primitive Arterienbogen), wie bereits oben (§ 432) bemerkt, in die Gefässe des Kiemenkreislaufs aufgelöst, und erst aus den ausführenden Gefässen der Kiemen (Kiemenvenen), geht das System der Körperarterien hervor. Der anfänglich direct durch die Arterienbogen zur Aorta entsendete Blutstrom wird mit der Entwickelung der Kiemen in neue Bahnen übergeführt, und gelangt somit auf Umwegen, die ihn dem Athmungsprocess unterziehen, zu seiner Vertheilung im Körper.

Bei den Myxinoïden vereinigen sich fast alle Kiemenvenen zur Bildung einer subvertebralen Aorta, die sich nach hinten als Hauptarterie des Körpers fortsetzt, aber auch nach vorne zu als »Arteria vertebralis impar« verlängert ist. Auf ähnliche Weise sammeln sich zwei seitliche Längsstämme aus den Kiemenvenen, welche vorne mit je einem Ast in

die Arteria vertebralis impar eingehen, mit einem anderen Aste dagegen eine Carotis bilden. Die beiden Carotiden theilen sich in einen äusseren und inneren Zweig, von welchen der Kopf versorgt wird. Bei Petromyzon fehlt die vordere Verlängerung der Aorta, so dass die auf ähnliche Weise wie bei den Myxinoïden entstehenden Carotiden die einzigen vorderen Arterien sind. Bei den Selachiern und Chimären entsteht die Aorta aus einem jederseits durch die Vereinigung der Kiemenarterien hervorgehenden Stamme. Aehnlich ist das Verhalten bei den Ganoïden und Teleostiern. Die Carotiden nehmen ihren Ursprung aus der ersten Kiemenvene oder aus dem Vorderende des paarigen Arterienstammes, der jederseits als Aortenwurzel die Kiemenvenen sammelt und sich dann mit jenem der andern Seite zur Aorta vereint oder auch vorne eine solche Queranastomose eingeht, die einen arteriellen Circulus cephalicus an der Schädelbasis abschliesst. Eine besondere Augenarterie entsteht aus den Gefässen der Nebenkieme, in welche entweder ein directer Ast der ersten Kiemenvene (Selachier) oder ein den Zungenbeinträger umziehender Zweig aus demselben Gefässe eintritt (Teleostier). In dem Ursprunge und der Anordnung der einzelnen Gefässe kommen viele Modificationen vor, wovon die bedeutendsten auf das Verhalten der Carotiden und der Augenarterie treffen.

Dieser Abschnitt des Gefässsystems verhält sich in ähnlicher Weise noch bei Amphibien. Die Kopfarterien entspringen bei den Perennibranchiaten aus dem vorderen Theile der Aortenwurzeln; bei den Caducibranchiaten aus dem bleibenden vordern Arterienbogen, oder sie sind die Fortsetzungen des vordern Bogens selbst (Fig. 331. *c*). Eine zur Zunge tretende Arterie (*l*) repräsentirt dabei eine Carotis externa. Nach deren Abgang findet sich bei Fröschen, auch bei Salamandrinen, eine Anschwellung (*c*) des Carotis-Stammes, die sogenannte Carotidendrüse. Das Lumen des Gefässes ist hier von einem Balkennetz durchsetzt, somit in zahlreiche engere Bahnen aufgelöst, ähnlich der Einschaltung eines Capillarnetzes in die Bahn einer Arterie. Aus einer solchen Einrichtung, der unvollständigen Rückbildung eines Kiemengefässnetzes, scheint die Carotidendrüse hervorgegangen zu sein. Das folgende Bogenpaar stellt Aorten-



Fig. 331. Arteriensystem des Frosches. *ba* Bulbus arteriosus. *c* Carotis. *C* Carotidendrüse. *l* Art. lingualis. *ad* Rechte, *as* linke Aorta. *a* Aortenstamm. *m* Eingeweidearterie. *sd* Rechte, *ss* linke Subclavia. *oes* Speiseröhrenäste. *p* Lungenarterie. *cut* Hautäste derselben. *occ* Hinterhauptszweig

bogen (*ad as*) vor, die nach hinten convergiren, schliesslich in einen unpaaren Aortenstamm (*a*) zusammentreten. Jeder Aortenbogen entsendet eine Subclavia (*sd ss*). Kurz vor der Vereinigungsstelle geht von der linken Aorta eine starke Eingeweidearterie (*m*) hervor. Einen letzten Arterienbogen stellt die A. pulmonalis vor. Sie gibt bevor sie zur Lunge tritt (*p*) einen ansehnlichen Hautast ab (cut), der sich am Rücken und Nacken bis zum Hinterhaupte verzweigt, und für die respiratorische Function des Integumentes Zeugniss ablegt.

Die Amnioten bieten in den ersten Zuständen unter sich viele übereinstimmende Verhältnisse des Arteriensystems. Die das Gehirn und das Auge versorgende Carotis interna (Fig. 332. *A*. *B*. *c'*) erscheint als eine nach vorne gehende Fortsetzung der jederseitigen Aortenwurzel. Die äussere Carotis ist ein Zweig des dritten primitiven Arterienbogens. Schwindet der Zusammenhang dieses Bogens mit dem vierten, so gehen beide Carotiden jederseits aus einem gemeinsamen Stamme hervor (*C*). Sie erscheinen im Allgemeinen als zwei an den Seiten des Halses mit dem N. vagus verlaufende Stämme. Bei den Eidechsen hängen sie noch mit dem folgenden Arterienbogen zusammen und bewahren damit ihr ursprüngliches Verhalten. Die rechte gemeinschaftliche Carotis erleidet bei vielen Schlangen eine Rückbildung und kann sogar vollständig verschwinden.

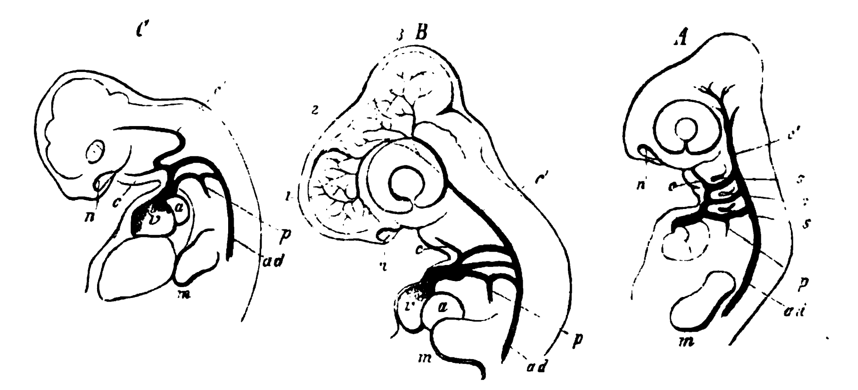


Fig. 332. Entwickelung der grossen arteriellen Gefässstämme, dargestellt an Embryonen *A* eines **Reptils** (Eidechse), *B* **Vogels** (Hühnchen) und *C* **Säugethiers** (Schwein). Bei Allen sind die beiden ersten Arterienbogenpaare verschwunden. In *A* und *B* bestehen der dritte, vierte und fünfte Bogen vollständig. Bei *C* sind nur die beiden letzten noch vollständig, und die Verbindung des dritten mit dem vierten ist gelöst. Vom fünften Bogen geht ein Ast (*p*) als Pulmonalarterie ab. Der Stamm von da bis zur Aorta bildet den Ductus Botalli. *c* Carotis externa. *c'* Car. int. Bei *A* und *B* vordere Fortsetzung der Aortenwurzel, bei *C* mit Carot. ext. gemeinsamen Stamm bildend. *a* Vorhof. *v* Kammer. *ad* Aorta descendens. *s* Kiemenspalten. *m* Anlage der Vordergliedmasse. *n* Nasengrube. (Nach H. Rathke.)

Auch bei den Vögeln entspringt dieselbe Arterie mit einer Subclavia von einem gemeinsamen Stamme (Art. brachiocephalica), verlässt aber ihre ursprüngliche Bahn und lagert sich median an die Unterfläche der Halswirbel, indess die linke ihren Verlauf beibehält. Indem bei Anderen

beide Carotiden diese Abweichung zeigen, wird ein Uebergang zu einer dritten Form gebildet, die durch eine Verschmelzung der beiden aneinander gelagerten Gefässe sich ausspricht. Dabei schwindet der isolirt verlaufende Theil der rechten Carotis und es entsteht ein linkerseits entspringender median verlaufender Gefässstamm, der sich als sogenannte Carotis primaria zum Kopfe begibt. Dieses Verhalten besitzen manche Vögel mit den Crocodilen gemeinsam. Verschieden hievon ist ein bei Schlangen und manchen Sauriern bestehender unpaarer Carotidenstamm (Fig. 329 *c*) aufzufassen, dergleichfalls vorne in zwei Kopfarterien übergeht. Diese Bildung geht aus der Annäherung der Ursprungsstellen beider Carotiden am rechten Aortenbogen hervor. Aus der vereinigten Ursprungsstelle entsteht ein gemeinsamer Arterienstamm. Eine andere Eigenthümlichkeit ist das Vorkommen einer unpaaren, vom rechten Aortenbogen längs der Wirbelsäule nach vorne verlaufenden Subvertebralarterie (Fig. 329 *sv*).

Unter den Säugethieren ergeben sich durch ähnliche Wandelungen der Gefässstämme während der Entwickelung gleichfalls vielerlei Modificationen. Diese treffen unter andern besonders die beiden Endäste der Carotiden, von denen die innere, wie auch bei manchen Sauriern und Vögeln keineswegs ausschliesslich für die Schädelhöhle und die Sinnesorgane bestimmt ist.

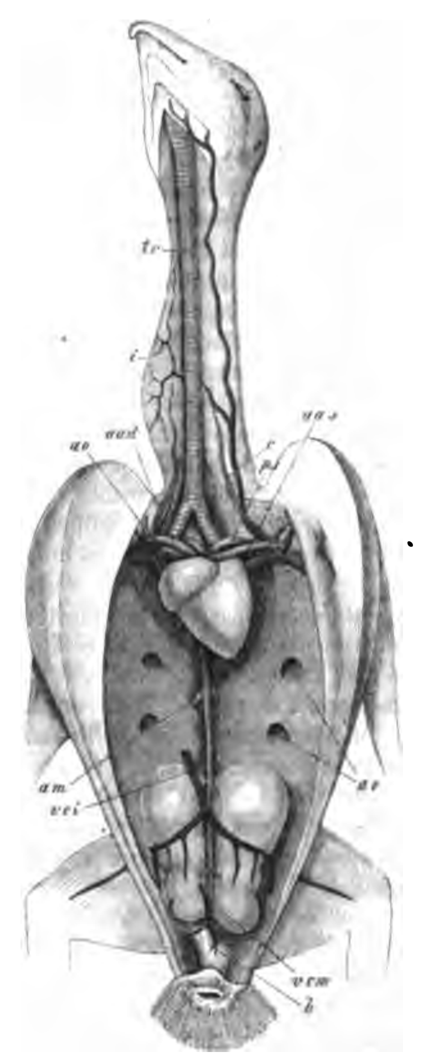


Fig. 333. Herz und grosse Gefässe von Buteo vulgaris. *tr* Trachea. *i* Kropf. *ae* Communication der Luftsäcke mit den Lungen. *b* Bursa Fabricii. *ao* Aortenbogen. *aad* Art. anonyma dextra. *aas* Art. an. sinistra. *ps* Art. pulmonalis sinistra. *c* Carotis. *am* Eingeweidearterie. *vci* Anfang der unteren Hohlvene. *vcm* Vena coccygeo-mesenterica.

Für die Arterien der Vordergliedmassen bestehen mehrfache, von einander sehr verschiedene Ursprungsstellen, so dass für die Genese dieses

Gefässes die Vererbung eine minder bedeutende Rolle zu spielen scheint als die Anpassung.

Der Stamm der Aorta setzt sich in gleichmässigem Verhalten längs der Wirbelsäule fort, an dem für den Schwanztheil bestimmten Abschnitte als Arteria caudalis bezeichnet und bei verkümmertem Schwanze die Arteria sacralis media vorstellend. Der Endabschnitt liegt bei allen Wirbelthieren bei dem Vorhandensein sogenannter unterer Bogen in dem von diesen gebildeten Caudalcanal. Allein auch am Rumpftheile des Körpers kann sie bei manchen Fischen in einen von Fortsätzen der Wirbelkörper gebildeten Canal eingeschlossen werden, wie ein solcher z. B. beim Stör, aber auch bei manchen Teleostiern besteht.

Die Aorta entsendet in regelmässiger Folge entspringende, für die Metameren des Körpers bestimmte Arterien (Arteriae intercostales), ausserdem die zu den Eingeweiden tretenden und endlich bei der Ausbildung von Hintergliedmassen solche die sich an diesen vertheilen. Von den Arterien der Eingeweide besteht bei Fischen gewöhnlich nur ein Hauptstamm (A. coeliaco-mesenterica), zu dem bei manchen noch eine hintere Mesenterialarterie tritt. Für die Nieren wie für die Geschlechtsorgane gibt die Aorta eine grössere Anzahl von Arterien ab. Wie bei den Amphibien entspringt auch bei den Reptilien (Saurier, Chelonier) die Art. coeliaco-mesenterica aus dem Ende des linken Aortenbogens, der mit dem rechten nur durch eine enge Strecke verbunden ist, oder es bestehen mehrere Eingeweidearterien (manche Saurier), besonders zahlreich bei den Schlangen in Anpassung an die gestreckte Körperform. Auch bei den Crocodilen kommen neben den vom linken Aortenbogen entsendeten Arterien noch selbständige Mesenterialarterien aus der unpaaren Aorta vor.

Mit dem Schwinden der linken Aorta bei den Vögeln ist der Aortenstamm die ausschliessliche Ursprungsstelle der Eingeweidearterien.

Die Coeliaca und Mesenterica superior bilden bei den Säugethieren die Hauptarterien des Darmcanals. Eine Mesenterica inferior kommt als bedeutenderer Gefässstamm erst bei den placentalen Säugethieren zum Vorschein.

Die bei den Fischen mehrfachen Renalarterien bewahren dieses Verhalten bei Amphibien wie bei den meisten Reptilien, selbst bei den Vögeln bestehen noch mehrere Nierenarterien, von denen eine mittlere aus der Arteria ischiadica entspringt. Ausnahmsweise aber keineswegs selten kommt die Mehrfachheit dieser Arterien auch noch bei Säugethieren vor.

Die Arterien der hinteren Gliedmassen erscheinen erst nach der grösseren Ausbildung dieser Theile als directe Aeste der hinteren Aorta. Die beiden für diese Theile bestimmten Hauptstämme (Arteriae iliacae) sind nicht immer dieselben. Wie aus den Lagerungsbeziehungen zum Becken hervorgeht, können verschiedene Aeste das Gebiet jener Arterien versorgen. Bei den Sauropsiden sind die Arteriae ischiadicae die Hauptstämme der Hinterextremitäten, die bei den Säugethieren von der Arteria cruralis versorgt werden. Im specielleren Verhalten bestehen bei den

Säugethieren zahlreiche Modificationen, die hier von untergeordneter Bedeutung sind.

Venensystem.

§ 437.

Das Venensystem der Wirbelthiere bietet durch zahlreiche, von den Fischen bis zu den Säugethieren hin wahrnehmbare Umwandlungen nicht minder wichtige Erscheinungen, als das arterielle Gebiet der Blutbahn. Für viele Punkte sind unsere Kenntnisse nicht völlig sicher. Das zum Herzen zurückkehrende Blut sammelt sich bei den Fischen in vier Längsstämmen, zwei vorderen und zwei hinteren. Die jeder Seite treten in einen Querstamm (Ductus Cuvieri. Fig. 334. *dc*) über, der mit jenem der anderen Seite in einen hinter dem Vorhofe des Herzens gelagerten Sinus (*sv*) einmündet. Das vordere, vorzüglich das Venenblut des Kopfes sammelnde Paar bildet die über den Kiemenbogen gelagerten Jugularvenen (*j*), das hintere Paar, welches die Venen der Rumpfwand, der Nieren und auch der Geschlechtsorgane aufnimmt, die Cardinalvenen (*c*); eine unpaare Caudalvene verläuft unter der Arterie im Caudalcanal, sie theilt sich bei den Cyclostomen und den Selachiern, auch noch bei manchen Teleostiern in zwei in die Cardinalvenen der betreffenden Seite sich fortsetzende Aeste. Bei vielen Teleostiern setzt sich diese Caudalvene mit einem stärkeren Aste in die rechte, mit einem schwächeren in die linke, dann meist gleichfalls schwache Cardinalvene fort. Daraus leitet sich der Uebergang der ganzen Caudalvene in die rechte Cardinalvene ab, wie solches bei einer Anzahl von Teleostiern beobachtet ist.

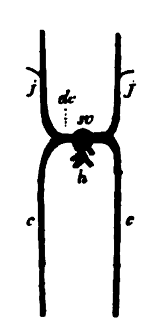


Fig. 334. Schema des primitiven Venensystems. *j* Jugularvene. *c* Cardinalvene. *dc* Ductus Cuvieri. *h* Venae hepaticae. *sv* Sinus venosus.

Indem die Caudalvene in die Niere Zweige absendet, die bald vollständig, bald theilweise in diesem Organe sich auflösen, bilden diese Venae renales advehentes, welche ihr Blut durch Venae revehentes in die Cardinalvenen senden. Sie bilden damit einen Pfortaderkreislauf der Niere. Ein zweiter, ähnlich sich verhaltender Gefässapparat wurzelt am Darm, und führt das Venenblut desselben durch einen als Pfortader bezeichneten Gefässstamm zur Leber. Darin vertheilt, wird es durch meist zu mehreren Stämmen vereinigte Lebervenen zum gemeinsamen Venensinus geleitet.

An dieser Anordnung des Venensystems der Fische können wir den paarigen, meist symmetrisch erscheinenden Abschnitt von dem nur durch die Lebervenen dargestellten unpaaren Abschnitt unterscheiden, und wollen zunächst den ersteren in seinen Umwandlungen durch die Wirbelthierreihe verfolgen, da er bei Allen wenigstens in den wesentlichsten

Zügen sich in frühen Entwickelungsstadien als vererbte Einrichtung wieder vorfindet, und als die Grundlage des embryonalen Venensystems den Ausgangspunkt für spätere Umgestaltungen abgibt.

§ 438.

Bei den Amphibien und Reptilien nimmt der Venensinus die beiden Jugularvenen auf, welche das gleiche Ursprungsgebiet wie bei den Fischen besitzen. Sie persistiren von da an bei allen Wirbelthieren, während das hintere Venenpaar, die Cardinalvenen (Fig. 335. *vc*), nur während der ersten Embryonalperioden in einem mit den Fischen übereinstimmenden Verhalten vorkommt. Sie sind die Venen der Urnieren (*U*). Ihr vorderer Abschnitt obliterirt, und ihr hinterer stellt, Venen anderer Gebiete aufnehmend, Venae renales advehentes vor. Schon vor dem Schwinden des in die Cuvier'schen Gänge einmündenden Theiles der Cardinalvenen entstehen bei den Reptilien vier andere Stämme, welche vorzüglich Intercostalvenen aufnehmen und als Venae vertebrales bezeichnet werden. Die vorderen und hinteren jeder Seite vereinigen sich und münden in die Jugularvene ihrer Seite ein. Die Verbindung mit der linken Jugularvene schwindet später, worauf die linken Vertebralvenen unter Entwickelung von Queranastomosen mit den rechten sich vereinigen, und wie diese in die rechte Jugularvene einmünden.

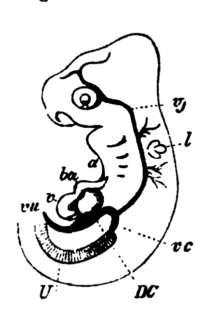


Fig. 335. Vorderer Abschnitt des Venensystems eines Schlangen-Embryo. *v* Herzkammer. *ba* Bulbus arteriosus. *c* Vorhof. *DC* Ductus Cuvieri. *vc* Cardinalvene. *vj* Jugularvene. *vu* Umbilicalvene. *U* Urniere. *l* Labyrinthanlage. (Nach H. Rathke.)

Mit dem Aufhören der Verbindung der Cardinalvenen mit den Cuvierschen Gängen erscheinen diese als Fortsetzungen der Jugularvenen, welche die von den Vordergliedmassen kommenden Subclavien aufnehmen, und als obere Hohlvenen bezeichnet werden. Die aus den Körperwandungen das Blut sammelnden Vertebralvenen sind nur während des Embryonalzustandes in grösserer Ausdehnung vorhanden und erleiden meist eine bedeutende Rückbildung. Auch ihre ursprünglich paarige Anordnung wird aufgegeben (Schlangen), und der grösste Theil ihres Gebietes ordnet sich der Vena cava inferior unter.

Aehnliche Einrichtungen treffen wir bei den Vögeln. Ein Paar Jugularvenen, häufig in ungleicher Ausbildung, bildet die Hauptstämme für das aus den vorderen Körpertheilen rückkehrende Blut. An der Schädelbasis sind sie meist durch einen Querstamm mit einander verbunden, der gleichfalls vom Kopfe wie von der Halswirbelsäule Venen eintreten lässt. Mit der Rückbildung der linken Jugularvene bildet dieser Querstamm die Bahn für die Ueberleitung des Blutes in die rechte. Die Vertebralvenen sind dabei zu unansehnlichen Gefässen geworden. Die Jugularvenen vereinigen sich mit den in die Subclavien zusammentretenden Venen der

Vorderextremität und die beiden dadurch entstehenden Stämme erscheinen wieder als obere Hohlvenen. Indem diese noch hintere Vertebralvenen aufnehmen, gibt sich ein Abschnitt von ihnen als aus den bei den Fischen persistirenden Querstämmen (Ductus Cuvieri) hervorgegangen zu erkennen. Diese Hohlvenen münden jedoch getrennt in den rechten Vorhof ein, da der noch bei den Reptilien vorhandene Sinus hier (Fig. 336. I. *sv*)

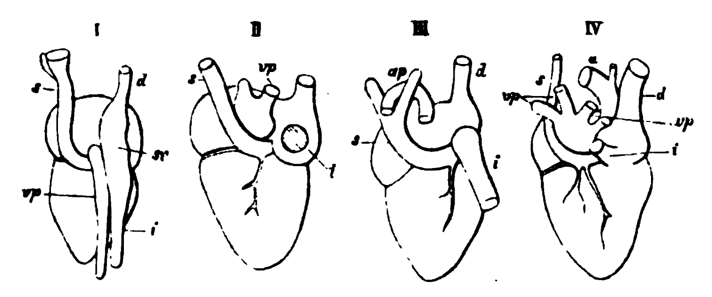


Fig. 336. Verhalten der grossen Venenstämme am Herzen. *I* Reptil (Python). *II* Vogel (Sarcorhamphus). *III* Beutelthier (Halmaturus). *IV* Schwein. Sämmtlich von hinten dargestellt. *i* Vena cava inferior. *s* Vena cava superior sinistra. *d* Vena cava superior dextra. *ap* Arteria pulmonalis. *a* Aorta. *sv* Sinus venosus.

einen Theil des Vorhofs bildet. Was die Vertebralvenen betrifft, so nehmen dieselben bei den Vögeln ihren Verlauf in einem von den Rippen umschlossenen Canal, so dass sie sich dadurch schon als von den Cardinalvenen verschiedene Gefässe darstellen.

§ 439.

Die Anlage des Venenapparates der Säugethiere stimmt mit jenem der niederen Wirbelthiere vollkommen überein. Zwei Jugularvenen (Fig. 334) nehmen Cardinalvenen auf, und die jederseits gebildeten gemeinsamen Stämme treten in einen Venensinus, der sich mit dem Vorhofe verbindet, und später in den rechten Vorhof aufgenommen wird. In letzteren münden alsdann zwei discrete Venenstämme, von denen jeder in einen vorderen stärkeren und hinteren schwächeren Stamm sich fortsetzt. In den vorderen (Fig. 337. *A*) senken sich mit der Bildung der Vorderextremitäten die Venae subclaviae (*s*) ein, und die beiden aus dieser Verbindung gebildeten Venenstämme werden als obere Hohlvenen (Venae cavae sup.) unterschieden.

Das Gebiet der Cardinalvenen wird mit der Entwickelung des Systems der unteren Hohlvenen allmählich beschränkt, indem ein Theil des durch die Cardinalvenen gesammelten Blutes der unteren Hohlvene zugeleitet wird. Dabei erleiden die Cardinalvenen selbst eine Rückbildung durch Uebergang eines Theiles ihrer Wurzeln in neue Längsvenenstämme, die wie bei den Reptilien die Vertebralvenen vorstellen, und in das in den Cuvier'schen Gang mündende Ende der Cardinalvenen fortgesetzt sind.

Durch die Minderung ihres Gebietes erscheinen diese Vertebralvenen (Fig. 337. *A. B. v.*) wie Zweige der aus den CUVIER'schen Gängen und den Jugularvenen entstandenen Stämme, eben der oberen Hohlvenen. Diese bestehen bei Monotremen, Beutelthieren, vielen Nagern und Insectenfressern fort. Bei Anderen wird durch Entwickelung der Queranastomosen ein Theil des Gebietes der linken oberen Hohlvene (*B*) der rechten (*cs*) zugeführt, wobei der linke obere Hohlvenenstamm sich rückbildet (Nager, Wiederkäuer, Einhufer). Bei vollständiger Ausbildung dieses Verhältnisses schwindet der grösste Theil des Stammes dieser Vene und es besteht von ihr nur der ursprünglich den linken Ductus Cuvieri bildende, zwischen linker Kammer und Vorkammer gelagerte Endabschnitt (*C. cor*), in welchen die Herzvenen münden, als Sinus der Kranzvene des Herzens fort. Eine halbringförmige Falte scheidet diesen Sinus auch beim Menschen von der eigentlichen Kranzvene, und die an seiner Mündung in die rechte Vorkammer befindliche Valvula Thebesii ist eine Zeit lang Klappe der linken oberen Hohlvene. Die rechte obere Hohlvene ist dann der einzige vordere Hauptstamm geworden (Cetaceen, Carnivoren, Primaten).

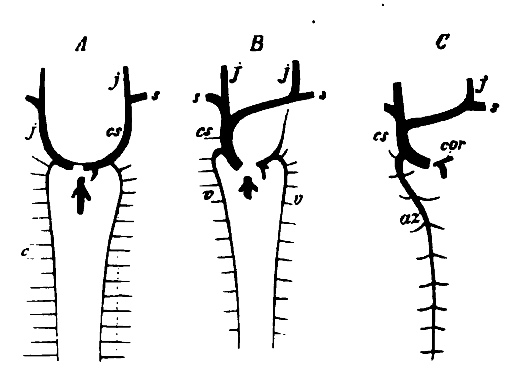


Fig. 337. Schema der primitiven paarigen Venen bei Säugethieren. *A* Die Vertebralvenen sind an die Stelle eines Theiles der Cardinalvenen getreten, welche durch punktirte Linien angedeutet sind. *B* Die linke Jugularvene ist an ihrem unteren Abschnitte rückgebildet, ihr Gebiet ist durch einen Querstamm mit der rechten vereinigt. *C* Die linke Jugularvene ist bis auf ein dem Herzen anliegendes Rudiment verschwunden. *j* Jugularvene. *s* Vena subclavia. *cs* Vena cava superior. *c* Cardinalvene. *v* Vertebralvene. *cor* Vena coronaria. *az* Vena azygos.

Mit der Reduction des linken oberen Hohlvenenstammes erleiden auch die Cardinalvenen oder die aus ihrem Gebiete hervorgegangenen Vertebralvenen bedeutende Veränderungen. Während sie im ersten Falle jederseits in die bezügliche Hohlvene münden (*A*), und auch im zweiten, durch Ausbildung einer rechten Hohlvene gegebenen Falle von der linken Seite her selbständig in den rechten Vorhof treten (*B*), wird mit der Reduction der direct zum Herzen führenden Bahnstrecke eine Verbindung mit der rechten Vertebralvene eingeleitet. Die linke Vertebralvene setzt sich durch Queranastomosen mit der rechten in Zusammenhang, und diese wird nach Auflösung der Verbindung des oberen Endes mit der linken oberen Hohlvene zur Vena hemiazygos, während die rechte in ihrem früheren Verhalten wenigstens der Lage nach fortdauernd, zur Vena azygos wird (Fig. 339). Beim Bestehen zweier oberer Hohlvenen bleiben die beiden Vertebralvenen nicht immer unverändert, vielmehr überwiegt auch hier nicht selten der eine Stamm über den anderen, der bis zum

Verschwinden reducirt sein kann. Dann entsteht eine von beiden Seiten her Intercostalvenen aufnehmende Vena azygos, welche bald in den linken, bald in den rechten oberen Hohlvenenstamm oder auch in die einzige obere Hohlvene einmündet, z. B. bei Carnivoren (Fig. 337. *C. az*).

Bei den meisten Säugethieren werden die Wurzeln der Jugularvenen aus zahlreichen, von äusseren und inneren Kopftheilen kommenden Venen gebildet, von welchen eine einen Theil des Blutes aus der Schädelhöhle durch das Foramen jugulare ableitet. Sie stellt nur ein untergeordnetes Gefäss dar, indem die Hauptausfuhr jenes Blutes durch einen zwischen Petrosum und Squamosum oder nur in letzterem gelagerten Canal (Canalis temporalis) stattfindet. Unter Erweiterung des Foramen jugulare wird in anderen Fällen die dort beginnende Vene stärker und gewinnt allmählich über die anderen aus dem Schädel leitenden Bahnen die Oberhand, wobei sie sich zu der bei den Primaten vorkommenden Vena jugularis interna gestaltet. Die übrigen Venen vereinigen sich allmählich zur Jugularis externa, welche bei den meisten Säugethieren die vorherrschende bleibt.

§ 440.

Das zweite grosse Venengebiet beginnt sehr unansehnlich bei den Fischen, indem es dort einzig durch die Lebervenen vorgestellt wird, die zu mehreren oder in einen Stamm vereinigt in den gemeinsamen Venensinus einmünden. Mit der Verminderung des Gebietsumfanges der Cardinalvenen bildet sich im Zusammenhange mit den Lebervenen ein neuer Bezirk, jener der unteren Hohlvene (Amphibien). Derselbe Venenstamm sammelt Blut aus der Niere und wird damit zur Vena renalis revehens (Fig. 338 *A. ci*). Das Blut aus den Hinterextremitäten tritt in eine Vena iliaca (*A. i*), welche bei den urodelen Amphibien jederseits einen Ast der sich spaltenden Caudalvene aufnimmt. Sie bildet, in die Niere sich auflösend, eine Vena renalis advehens. Ein Zweig der Vena iliaca tritt gegen die Medianlinie des Abdomen und nimmt von der sogenannten Harnblase Venen (*A. o*) auf, worauf er sich mit jener der anderen Seite zu einem unpaaren zur Leber verlaufenden, und damit dem Pfortadersystem sich verbindenden Stamm (*a*) Vena epigastrica (Vena abdominalis) vereinigt. Die Venen des Darmcanals und der Milz sammeln sich zu einem Pfortaderstamme, der längs der Leber sich auflöst.

Auch bei den Reptilien bilden Lebervenen und die rückführenden Venen der Nieren eine untere Hohlvene (*B. ci*), die unter der rechten oberen Hohlvene in den gemeinsamen Venensinus einmündet. In den einzelnen Abtheilungen der Reptilien bestehen jedoch mannichfache Modificationen, und nur die Saurier und Ophidier zeigen noch manchen engeren Anschluss an die Verhältnisse des Venenapparates der Amphibien. Die Caudalvene theilt sich in zwei Stämme, welche bei den Eidechsen Venen der hinteren Extremitäten aufnehmen und Venae renales advehentes vorstellen. Mit diesen Venen verbinden sich Venen der Wirbelsäule.

Aehnlich verhalten sich auch die Crocodile, deren Vena caudalis (*B. c*) gleichfalls sich theilt, dann aber einen die Venae renales advehentes (*ra*) absendenden Querstamm bildet. Die Venae renales revehentes bilden bei allen diesen einen vor der Wirbelsäule verlaufenden Stamm und in der Niere besteht ein Pfortaderkreislauf, der nur bei den Schildkröten zu fehlen scheint.

Ein anderes Venengebiet der Reptilien wird durch die Venae epigastricae oder abdominales dargestellt. Mit der Entwickelung der

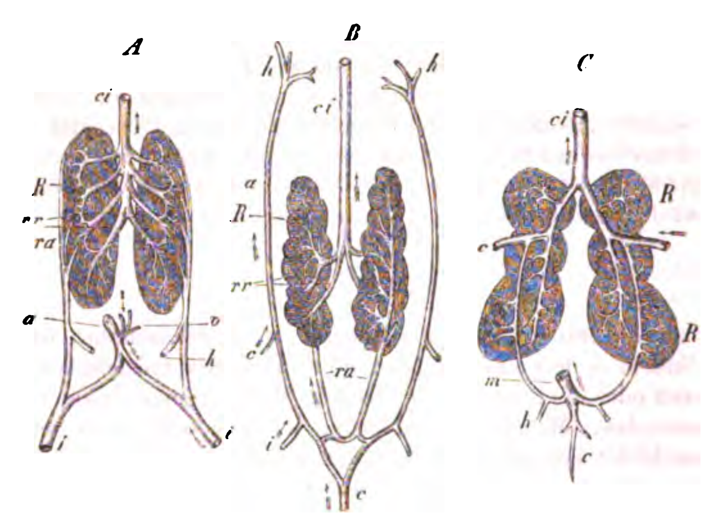


Fig. 338. Hinterer Abschnitt des Venensystems. *A* vom Frosch, *B* Alligator, *C* Vogel. *R* Nieren. *c* (unpaarer Stamm) Caudalvene. *c* Vena cruralis. *i* Vena ischiadica. *v* Venae vesicales. *a* Vena epigastria (abdominalis). *m* Vena coccygeo-mesenterica. *ra* Vena renalis advehens. *rr* Vena renalis revehens. *ci* Vena cava inferior. *h* in *A* und *C* Vena hypogastrica, in *B* Ende der Vena epigastrica in der Leber.

Allantois bildet sich aus dem dieselbe begleitenden Gefässnetze ein Venenpaar aus, welches anfänglich (nach Rathke bei der Natter) mit den Enden der Cuvier'schen Gänge zusammen ausmündet. Diese Venae umbilicales nehmen von der Bauchwand her Venen auf, und stehen auch mit der Bildung des Pfortaderkreislaufs der Leber in Verbindung. Bei den Schlangen verschwindet diese Umbilicalvene, nachdem die in sie einmündenden Venen der Bauchwand sich in einen Plexus auflösten, dagegen bleibt bei den Eidechsen eine der Umbilicalvenen mit ihrem Endabschnitte bestehen und bildet mit den in sie mündenden Bauchvenen eine Vena epigastrica, die auch von der Harnblase Venen empfängt und nach vorn zur Leber zieht.

Bei Crocodilen und Schildkröten bleiben die Enden der zwei Umbilicalvenenstämme bestehen und werden, da die Venen der Bauchwand sich in sie fortsetzen, zu Theilen der Venae epigastricae. Wie die einfachen Venen der Amphibien und Eidechsen treten auch sie zur Leber,

und verbinden sich bei den Crocodilen mit Aesten der Pfortader. Bei den Schildkröten vereinigen sie sich von beiden Seiten her in einen Querstamm, der die hier nicht zu einem Pfortaderstamme vereinigten, einzelnen Venae intestinales aufnimmt. In beiden Fällen vertheilen sie sich in der Leber, gehören somit zum Pfortadersysteme derselben. Bei den Crocodilen wie bei den Schildkröten gehen die Venae epigastricae (*B. a*) aus den beiden Aesten der Caudalvene (*c*) hervor und nehmen die Cruralvene (*c*) auf, sowie vorher die Venae ischiadicae. Da aber bei den Crocodilen auch die Venae renales advehentes aus der Caudalvene und der Vereinigung derselben mit den Venae ischiadicae entspringen, so wird ein Theil des aus dem hinteren Körperabschnitte kommenden Venenblutes in den Pfortaderkreislauf der Niere übergeführt, und das übrige in jenen der Leber. Bei den Schildkröten dagegen wird bei dem Mangel zuführender Nierenvenen das gesammte Blut aus dem hinteren Körperende in die Leber geleitet, indem in die Venae epigastricae auch noch Vertebralvenen einmünden.

§ 441.

Manche der bei den Reptilien bestehenden Venen erscheinen bei den Vögeln als vorübergehende Bildungen. Die untere Hohlvene (Fig. 338. *C. ci*) setzt sich zwar noch aus zwei aus den Nieren kommenden Stämmen zusammen, aber diese nehmen die Venen der hinteren Gliedmassen (*c*) auf und können bei der Grösse dieser Gefässe als deren Fortsetzung betrachtet werden. Ausser den in den Nieren wurzelnden Zweigen verbinden sich mit diesen Stämmen noch zwei Venae hypogastricae (*h*). Sie sind an der Wurzel des Steisses durch eine Queranastomose verbunden, welche von hinten her die Caudalvene (*c*) aufnimmt und nach vorne eine zur Vena mesenterica ziehende Vena coccygeo-mesenterica (*m*) abgibt. Die letztere ist auch bei den Crocodilen als ein weiter Venenstamm vorhanden, der mit dem die beiden Aeste der Caudalvene verbindenden Querstamme anastomosirt. Durch ihn wird ein Theil des aus dem Schwanze oder aus den Hinterextremitäten kommenden Venenblutes vom Nierenpfortaderkreislaufe abgeleitet.

Bei den Säugethieren ist nichts auf einen Nierenpfortaderkreislauf bezügliches angedeutet. Die Verhältnisse der Umbilicalvenen und der Venae omphalo-mesentericae sind jenen der Reptilien ähnlich. Doch scheinen im Einzelnen, selbst für die grösseren Stämme manche Abweichungen zu bestehen. Sehr frühzeitig bildet sich die von den Nieren und den Keimdrüsen das Blut sammelnde untere Hohlvene (Fig. 339 *ci*) aus, welche mit den vereinigten Umbilicalvenen zusammentritt, und nach dem Schwinden der rechten Umbilicalvene die linke aufnimmt. Mit dem Ende des Hohlvenenstammes verbinden sich nach Auflösung der Cardinalvenen (*c*) die Venen des Beckens (*hy*) und der hinteren Extremität (*il*), und ebenso die Caudalvene. Zur Zeit, da die Umbilicalvene den grössten

Venenstamm vorstellt, erscheint die Cava inferior nur wie ein Zweig desselben. An der Eintrittsstelle der Umbilicalvene in die Leber bilden sich Aeste in letzteres Organ, während gleichzeitig ähnliche Zweige aus der Leber in die Vereinigungsstelle der Umbilicalvene mit der Cava inferior treten; letztere stellen die Lebervenen vor. Dadurch wird der Pfortaderkreislauf in der Leber angebahnt. Indem das aus der Umbilicalvene dem Herzen zugeführte Blut den Umweg durch die Leber macht, bildet sich das zwischen ein- und ausführenden Venen liegende Stück der Umbilicalvene zurück, um den Ductus venosus Arantii vorzustellen. Das die Mesenterialvenen aufnehmende Stück der Vena omphalo-mesenterica wird dabei zum Stamme der Pfortader, während die von der Umbilicalvene in die Leber gebildeten Aeste nach Obliterirung des Ductus Arantii die Aeste der Pfortader vorstellen. So wird die untere Hohlvene zum hinteren Hauptstamme, in welchen die Venen des Beckens, der hinteren Extremitäten, der Nieren und der Geschlechtsorgane einmünden, indess die Venen des Darmcanals und der Milz die Pfortader bilden.

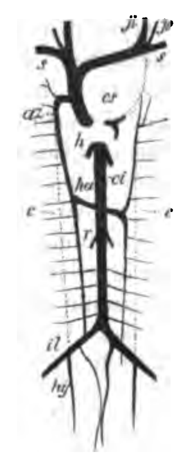


Fig. 339. Schema der Hauptstämme des Venensystems des Menschen. *cs* Vena cava sup. *s* Vena subclavia. *je* Jugularis externa. *ji* Jugularis interna. *az* Vena azygos. *ha* Vena hemiazygos. *c* Andeutung der Cardinalvenen. *ci* Vena cava inf. *h* Venae hepaticae. *r* Venae renales. *il* Vena iliaca. *hy* Vena hypogastrica.

§ 442.

Die Vertheilung der Blutgefässe im Körper geschieht in der Regel unter allmählicher Verästelung der einzelnen Stämme, bis dann aus den feinsten Verzweigungen der Arterien und Venen das System der Capillaren hervorgeht, beiderlei Blutgefässe mit einander verbindend. Abgesehen von manchen eigenthümlichen Einrichtungen besonderer Organe herrscht im Blutgefässapparate mancher Körpertheile bezüglich der Vertheilung der Gefässe eine vom Gewöhnlichen etwas abweichende Weise. Eine Vene oder Arterie theilt sich nämlich plötzlich in ein Büschel feiner Aeste, die mit oder ohne Anastomosen sich entweder in das Capillarsystem verlieren, oder sich bald wieder in einen Stamm sammeln. Eine solche Gefässvertheilung bezeichnet man seit Langem als Wundernetz, **Rete mirabile**. Ihre Bedeutung liegt offenbar in einer Verlangsamung des Blutstroms und Vergrösserung der Wandoberfläche der Gefässbahn, woraus eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse der ernährenden Flüssigkeit resultiren muss. Geht aus einer solchen Auflösung eines Gefässes wieder ein Gefässstamm auf die gleiche Weise hervor, so nennt man das Wundernetz bipolar oder amphicentrisch, bleibt das Gefässnetz aufgelöst, so wird die Bildung als diffuses, unipolares oder monocentrisches Wundernetz bezeichnet. Bald sind nur Arterien oder nur Venen (**Rete mirabile simplex**),

bald beiderlei Gefässe unter einander gemischt (Rete mirabile geminum seu conjugatum) an dieser Bildung betheiligt.

Solche Wundernetze finden sich als arterielle in der Pseudobranchie, in der Chorioïdea des Auges der Fische, dann sehr mannichfaltig an der Schwimmblase. Bei Vögeln und Säugethieren kommen Wundernetze im Bereiche der Carotiden und ihrer Zweige nicht selten vor. Sehr verbreitet sind sie an den Gliedmassen der Säugethiere (Monotremen, Edentaten). Auch im Bereiche der Eingeweidearterien bestehen Wundernetze sowohl an Arterien oder an Venen; so bildet beim Schwein die Art. mesenterica ein arterielles Wundernetz. Allgemein verbreitet sind arterielle Wundernetze an den Endzweigen der Nierenarterien, wo sie die Malpighi'schen Glomeruli bilden, aus denen bekanntlich wieder eine Arterie zur Capillarvertheilung auf den Harncanälchen hervorgeht. (Vergl. Fig 343 *B*.)

Lymphgefässsystem.

§ 443.

Das Vorkommen eines mit dem Blutgefässsystem verbundenen Canalsystems, in welchem die auf dem capillaren Abschnitte des ersteren ausgetretene ernährende Flüssigkeit nach Durchtränkung der Gewebe als Lymphe wieder in den Blutstrom übergeführt wird, bildet eine besondere Einrichtung des Organismus der Cranioten. Sie scheint mit weiteren Ausbildungen des Körpers verknüpft zu sein, da sie bei Amphioxus fehlt, und ontogenetisch relativ erst spät aufzutreten beginnt, nachdem das Blutgefässsystem sowohl in seinem arteriellen als venösen Abschnitte differenzirt und in Thätigkeit ist. Eine besondere Bedeutung hat der am Darmcanale wurzelnde Abschnitt des Lymphgefässsystems, der das durch den Verdauungsprocess aus dem Chymus bereitete Ernährungsmaterial als Chylus aufnimmt und der Blutbahn zuführt.

Ausser der Rückleitung der Lymphe kommt diesem Canalsysteme noch eine andere, seine anatomischen Verhältnisse complicirende Verrichtung zu. In seine Bahnen sind nämlich die Keimstätten der Formelemente der Lymphflüssigkeit, der Lymphzellen, eingebettet, die dem Blute zugeführt allmählich in die Formbestandtheile des letzteren sich umwandeln.

Dieses Lymphgefässsystem bietet in den unteren Abtheilungen der Wirbelthiere wenig Selbständigkeit dar, indem seine Bahn zum grossen Theile aus weiten, andere Organe, vorzüglich Arterien umgebenden Räumen vorgestellt wird. Die bindegewebige Arterienscheide umschliesst zugleich die Lymphbahn. Auch Venen können von weiten Lymphgefässen umgeben sein; so liegt z. B. die Abdominalvene von Salamandra in ein Lymphgefäss eingeschlossen.

Ausser den Blutgefässe begleitenden Lymphwegen finden sich schon in den unteren Abtheilungen solche mit selbständigerem Verlaufe, wie in der Haut oder auch an Abschnitten des Darms und anderen Eingeweiden.

Peripherisch bilden die Lymphgefässe durch zahlreiche Anastomosen Capillarnetze oder diese repräsentirende Räume. Daraus gehen allmählich weitere Räume, entweder Canäle, oder unregelmässig abgegrenzte Sinusse hervor, an deren Stelle erst bei den höheren Abtheilungen in ihrem Baue mit den Venen verwandte Gefässe treten.



Fig. 340. Ein Stück der Aorta einer Schildkröte (Chelydra) von einem Lymphraum umgeben. *a* Aorta. *b* Aeussere Wand des Lymphraumes, bei *b'* ist dieselbe entfernt, so dass das Blutgefäss frei liegt. *c* Trabekel.

Während die Lymphbahn von den niederen zu den höheren Wirbelthieren im Allgemeinen eine allmähliche Differenzirung aus dem Lacunensystem der Wirbellosen ähnlichen Räumen zu einem distinct gebauten Canalsysteme wahrnehmen lässt, derart dass die interstitielle Natur der Lymphwege mehr nur den peripherischen Abschnitten zukommt: so erhält sich doch allgemein noch eine aus niederen Zuständen ableitbare Einrichtung in der Bedeutung der Leibeshöhle als eines Lymphraumes. Die Leibeshöhle der Wirbelthiere schliesst sich damit näher an das Cölom vieler Wirbelloser an. Bei der bei manchen Fischen (Stör, Selachier) bestehenden Communication der Leibeshöhle mit der Pericardialhöhle, wird auch diese hierher gerechnet werden dürfen, ebenso wie die Pleuralhöhlen der Säugethiere, die nur Differenzirungen des gemeinsamen Cöloms sind.

§ 444.

Bei den Fischen erscheinen die Hauptstämme in Gestalt von L y m p h s i n u s s e n. Solcher finden sich meist zwei paarige vor, oder ein unpaarer unterhalb der Wirbelsäule. Der unpaare Stamm theilt sich nach vorne in zwei Aeste. In diese Stämme sammeln sich theils kleinere Sinusse, theils engere Canäle als Lymphgefässe. Die Verbindung mit dem Venensystem geschieht meist an zwei Stellen. Ein Lymphsinus des Schädels mündet jederseits in die betreffende Jugularvene ein, und am Schwanze verbinden sich zwei, Seitengefässstämme aufnehmende Sinusse durch eine am letzten Schwanzwirbel zusammentretende Queranastomose mit der Caudalvene.

Neben einem sehr entwickelten subcutanen Lymphraumsystem, welches besonders bei den ungeschwänzten Amphibien sich über einen grossen Theil der Oberfläche verbreitet, bildet der subvertebrale Lymphraum der Amphibien einen gleich ansehnlichen Abschnitt. In ihn münden die Lymphgefässe des Darmes (Chylusgefässe), wie der übrigen Eingeweide ein, sowie auch von den Extremitäten her Verbindungen mit Lymphgefässen bestehen. Bei den Reptilien treten unter dem Fortbestehen mannichfacher, häufig auch subcutaner Lymphräume engere

Beziehungen zu den Arterien auf, die Lymphgefässe bilden bald weite, die Arterien umgebende und von Balken durchzogene Räume (Fig. 340), bald stellen sie jene Blutbahnen begleitende Geflechte dar. Durch stärkere Ausbildung jener Balken wird der Lymphraum in einzelne unter einander anastomosirende Canäle zerlegt. Der die Aorta umgebende Lymphraum theilt sich bei den Crocodilen und Schildkröten in zwei die Venen der Vorderextremität umgebende Stämme, in welche vom Kopfe und Halse wie von den Extremitäten Lymphgefässe einmünden. Aehnlich verhalten sich die Lymphstämme der Vögel, bei denen der vor der Aorta verlaufende Hauptstamm (Ductus thoracicus), wie auch die kleineren Gefässe eine grössere Selbständigkeit erreicht haben. Die Einmündung der Ductus thoracici geschieht wie bei den Reptilien in die oberen Hohlvenen (Venae brachiocephalicae). Eine zweite Verbindung findet sich am Anfange des Schwanzes mit den Venae ischiadicae oder den zuführenden Nierenvenen, worin Amphibien und Reptilien übereinkommen.

Bei den Säugethieren sind die Lymphgefässe hinsichtlich ihrer Wand noch bedeutender differenzirt, obgleich auch hier die Arterienscheide für Theile des Lymphstroms häufig die Bahnen abgrenzt. Sie bilden auf ihrem sonst meist die Blutgefässe begleitenden Verlaufe vielfache Anastomosen, weitmaschige Geflechte, und sind, wie jene der Vögel, durch Klappen ausgezeichnet. Sowohl die Lymphgefässe der hinteren Extremitäten, als die Chylusgefässe vereinigen sich noch in der Bauchhöhle in einen selten paarigen Hauptstamm, dessen Anfang häufig eine bedeutende Erweiterung (Cisterna chyli) auszeichnet. Daraus setzt sich ein in den Anfang der linken Vena brachiocephalica einmündender Ductus thoracicus fort, und in dieselbe Vene münden beiderseitig die Stämme der Lymphgefässe vorderer Körpertheile (des Kopfes und der Vorderextremität) und der Brustwand.

In der Nähe der Einmündung in Venen zeigen die Lymphgefässstämme meist beträchtliche Erweiterungen, deren Wand durch einen Muskelbeleg ausgezeichnet ist, und rhythmische Contractionen ausführt. Man bezeichnet derartige Einrichtungen als Lymphherzen. Sie sind in vereinzelten Fällen am Caudalsinus von Fischen beobachtet, genauer dagegen bei Amphibien (Fröschen) und Reptilien (Schildkröten) bekannt; bei ersteren sowohl an den vorderen als an den hinteren Einmündestellen vorhanden, indess bei urodelen Amphibien wie bei Reptilien nur hintere Lymphherzen nachgewiesen sind. Diese letzteren kommen unter den Vögeln nur noch den Ratiten (Strauss, Casuar), und einigen Schwimmvögeln zu, indess sie bei anderen ihren Muskelbeleg verloren haben und einfache blasenförmige Erweiterungen vorstellen. Bei den Säugethieren endlich scheinen derartige Gebilde nicht mehr zur Entwickelung zu kommen.

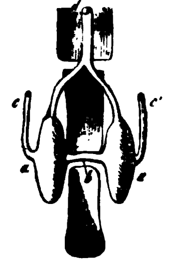


Fig. 341. Caudalsinus *a a*. Anastomosirender Querstamm *b*. Seitengefässe *c* und Ursprung der Caudalvene *d*. Von Silurus glanis. (Nach Hyrtl.)

§ 445.

Was die Lymphzellen erzeugenden Apparate betrifft, so finden sich hiefür einfache Formen bei Fischen vor, wo im Verlaufe einzelner Lymphgefässe Stellen bestehen, an denen eine Zellenproduction in den Maschen reticulären Bindegewebes vor sich geht. Bei bedeutenderer Entwickelung dieser Einrichtung werden partielle Anschwellungen gebildet, die wegen der Beziehungen der Lymphgefässe zu den Arterien diese begleiten. Selbst bei den höheren Wirbelthieren besteht dieses Verhalten, wenn auch die Arterienscheiden nicht mehr beständig die Bildungsstätten sind. Vorzüglich ist es die Schleimhaut des gesammten Darmcanals, deren Lymphbahnen mit solchen zellenerzeugenden Stellen in Verbindung sind, die follikelartige Anschwellungen herstellen. Sie finden sich zerstreut oder in verschiedenen Combinationen gruppirt (geschlossene Drüsenfollikel). Am Anfange der Darmwand bilden Gruppen solcher Gebilde die bereits erwähnten Tonsillen, und auf einzelnen Stellen der Schleimhaut des Mitteldarms dichter bei einander stehend, bilden sie die sogenannten »PEYER'schen Drüsen«, die bereits bei Reptilien vorkommen, aber erst bei Säugethieren eine grössere Verbreitung besitzen.

Die Vereinigung einer Anzahl solcher einzelnen Lymph-Follikel stellt grössere Gebilde, Lymphdrüsen, vor, die gleichfalls in die Bahnen der Lymphe eingebettet erscheinen. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien werden eigentliche Lymphdrüsen noch vermisst. Auch den Vögeln scheinen sie nur in beschränkter Weise (am Halse) zuzukommen, und erst bei den Säugethieren treten sie allgemeiner auf, sowohl an dem chylusführenden Abschnitte des Lymphsystems im Mesenterium, als auch im übrigen Körper verbreitet. Bei einigen Säugethieren (z. B. Phoca, Canis, Delphinus) sind die Mesenterialdrüsen zu einer einzigen Masse, dem sogen. Pancreas Aselli vereinigt.

Zu den lymphzellenerzeugenden Organen gehört auch die Milz, die in ihrem feineren Bau von den Lymphdrüsen nur dadurch verschieden ist, dass die in ihr gebildeten Lymphzellen direct in die Blutbahn übertreten. Der letztere Abschnitt wird durch ein zwischen ein- und austretende Gefässe eingeschaltetes feines Lacunensystem hergestellt, welches den grössten Theil der sogenannten Milzpulpa bildet.

Mit Ausnahme von Amphioxus ist die Milz bei allen Wirbelthieren vorhanden und lagert stets in der Nachbarschaft des Magens, meist zunächst des Cardialsackes. Sie erscheint bald als ein längliches oder rundliches Organ von dunkelrother Farbe, zuweilen, wie z. B. bei manchen Selachiern, in eine Anzahl von kleineren Läppchen zerfallen, von denen auch sonst einzelne als Nebenmilzen mit dem grösseren Organe vorkommen.

§ 446.

Die allgemeine Verbreitung eines Organes, dessen Bau in einigen Punkten an Lymphdrüsen erinnert, während seine Beziehungen zum

Lymphgefässsystem noch dunkel sind, gestattet für dasselbe kein gänzliches Uebergehen, und so mag hier noch der Thymus gedacht sein. Dieselbe erscheint als ein gleichfalls aus drüsenartigen Follikeln zusammengesetztes Gebilde, welches in grössere und kleinere Lappen getheilt ist und seine kleinsten Bläschen mit Zellen gefüllt erscheinen lässt. Bei den Selachiern liegt das Organ auf den Kiemensäcken, zwischen diesen und der Muskulatur des Rückens. Beim Stör und manchen Teleostiern hält man ähnliche an der hinteren oberen Grenze der Kiemenhöhle vorkommende Follikel für dasselbe Organ. Bei den Amphibien trifft man die Thymus als ein kleines Knötchen hinter dem Winkel des Unterkiefers. Aehnlich erscheint sie bei den Reptilien, bei Schlangen und Schildkröten über dem Herzen an der Carotis gelagert, und bei Crocodilen in Uebereinstimmung mit den Vögeln (Fig. 312. *th*) vom Herzbeutel bis zum Unterkiefer emporreichend. Der untere Abschnitt ist bei Säugethieren der entwickeltere, so dass sie nur selten aus der Brusthöhle heraustritt. Bei allen ist sie in den Jugendzuständen am beträchtlichsten entwickelt, erleidet dann Rückbildungen und nur selten behält sie den früheren Umfang auch im erwachsenen Zustande der Thiere bei (Pinnipedier).

Bis jetzt noch völlig räthselhaft ist ein unter den Wirbelthieren gleichfalls verbreitetes Organ, welches in den höheren Abtheilungen jederseits vor der Niere lagert und daher als Nebenniere (Glandula suprarenalis) bezeichnet ward. Bei den Anamia sind diese Gebilde durch die Umhüllung sympathischer Ganglien mittels einer aus zellenhaltigen Schläuchen zusammengesetzten Corticalschichte vertreten, und als gelbliche oder weissliche Körper über eine grössere Strecke vertheilt, indess sie bei den Amnioten jederseits Eine Masse darstellen, und in ihrer Marksubstanz gleichfalls noch Nervenelemente wahrnehmen lassen. Bemerkenswerth ist ihr relativ bedeutendes Volum während der Fötalperiode bei Säugethieren. Die Bedeutung dieser Organe, welche mit der Unterstellung derselben unter den durchaus unklaren und daher verwerflichen Begriff der »Blutgefässdrüsen« in nichts gefördert wurde, dürfte daher in jeder Hinsicht noch festzustellen sein.

Excretionsorgane.

§ 447.

Die als Excretionsorgane unter den Wirbellosen verbreiteten Einrichtungen erscheinen in ihren wesentlichsten Verhältnissen auch bei den Wirbelthieren und lassen auch darin für den Wirbelthierstamm Verknüpfungen mit niederen, im übrigen weit entfernt stehenden Formen erkennen. Bei Amphioxus hat man zwar bis jetzt vergeblich nach solchen Organen gesucht, aber bei allen Cranioten bestehen sie in gemeinsamem Typus. Dieser geht erst mit der allmählichen Differenzirung verloren und

kann dann nur durch ontogenetische Prüfung erkannt werden. Den einfachsten Zustand repräsentirt ein in der dorsalen Wand der Leibeshöhle verlaufender Canal, der hinten in der Nähe des Afters nach aussen, und vorne mit abdominalem Ostium in die Leibeshöhle ausmündet. Erkennt man in solchem Verhalten bedeutende Uebereinstimmungen mit den Excretionsorganen der Würmer, so ist doch mit Hinblick auf die Metamerie des Wirbelthierkörpers die Eigenthümlichkeit nicht zu übersehen, dass dieser Urnierengang kein metameres Organ vorstellt, und damit auch zu den metameren Schleifencanälen der gegliederten Würmer kein vollständiges Homologon abgibt. Er wird demnach aus einem noch niederen, d. h. einem noch nicht in Metameren getheilten Zustand des Organismus abzuleiten sein und repräsentirt damit, wie die gleichfalls ungegliederte Chorda dorsalis, eines der phylogenetisch ältesten Organe.

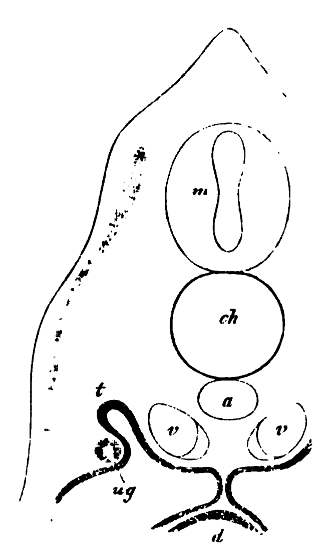


Fig. 342. Querschnitt eines Embryo von Pristiurus. *ug* Urnierengang. *t* Anlage eines Trichterorgans. *d* Darm. *m* Medullarrohr. *ch* Chorda. *a* Aorta. *v* Venen.

Dieser Urnierengang ist aus dem Mesoderm entstehend erkannt worden, in der Anlage bald als solider Zellenstrang erscheinend, bald rinnenartig vom Epithel der Peritonealhöhle sich differenzirend (Teleostier). Von denselben Theilen aus entsteht auch die Anlage von Canälen (Fig. 342. *t*), welche bald beständig, bald vorübergehend mit trichterartiger Mündung in die Bauchhöhle sich öffnen, und andererseits mit dem genannten Gange in Zusammenhang treten (Selachier, Amphibien). Sie stellen, auf ihrem Verlaufe in geknäuelte Drüsen auswachsend, den secretorischen Abschnitt der Urniere vor. Auf einer bestimmten Strecke wächst in eine Ausbuchtung dieser metamer angeordneten Canäle ein arterieller Gefässknäuel (Glomerulus) ein und bildet ein in einer kapselartigen Erweiterung liegendes Malpighisches Körperchen. Diese letztere Einrichtung kehrt in allen Gestaltungen des Nierenorganes wieder, wie auch immer es sonst im Bereiche der Wirbelthiere modificirt sein mag.

Als Grundform dieser Urniere wird ein Längscanal, welcher quere, mit Wimpertrichtern in die Bauchhöhle geöffnete Canälchen aufnimmt, angesehen werden dürfen, wie die Anlage des Apparates wesentlich bei den Selachiern erscheint. Die Verbindung mit der Leibeshöhle, deren epitheliale Auskleidung jedenfalls einen bedeutenden Theil des Organsystems hervorgehen lässt, erlaubt eine Vergleichung mit den Excretionsorganen mancher Würmer, und verweist weit zurück auf jene Formen, in denen diese Organe die einzigen vom Mesoderm umwandeten Hohlraum-

bildungen sind (Plattwürmer). Die metamere Anordnung der offenen Quercanäle bezieht sich auf die Metamerie des Gesammtorganismus der Vertebraten. Sie ist deshalb nicht mit Schleifencanälen der Anneliden zusammenzustellen, oder gar davon abzuleiten, weil diese an den Metameren selbst ausmünden (§ 145) und nicht in einen Längscanal. Dieser ist es, der bei den Wirbelthieren schon durch sein erstes Erscheinen den Typus des gesammten Apparates bestimmt.

Wie aber die excretorischen Organe einer grossen Anzahl von Wirbellosen theilweise ihre Function aufgeben, um als Ausleitewege für die Geschlechtsproducte zu dienen, so begegnen wir auch bei den Wirbelthieren einem solchen, bedeutende Umgestaltungen des primitiven excretorischen Organsystems hervorrufenden Verhalten. Dadurch löst sich, meist schon sehr frühzeitig, die ursprüngliche Anordnung auf. Wo sie auch in der Anlage nicht mehr wiederkehrt, ist das wohl gleichfalls auf Rechnung der erworbenen neuen Beziehungen zu setzen.

§ 448.

Ein besonderer Abschnitt der Urniere tritt bei Cyclostomen, Teleostiern und auch bei Amphibien am vordersten Ende des Urnierenganges auf, und verdient eine besondere Beachtung, da er nicht nur früher als die übrige Urniere erscheint, sondern von letzterer meist auch räumlich getrennt ist. Dieser Theil besteht aus einer geringen Anzahl mit Wimpertrichtern beginnender Canälchen, die meist knäuelförmig gewunden sind. Auch ein einziges Canälchen kann vorkommen. Zuweilen ist an den Canälchen auch ein Malpighi'sches Körperchen bemerkbar. Eine Rückbildung dieser Vorderniere tritt bei Amphibien ein, und bei den Amnioten scheint dieser Abschnitt gar nicht zur Anlage zu kommen. Dagegen persistirt er bei den Cyclostomen, wo er mit einem Büschel in die Bauchhöhle ragender Wimpertrichter ausgestattet ist.

Die Urniere selbst zeigt sich am einfachsten unter den Cyclostomen bei Bdellostoma. Ein langgestreckter Canal (Fig. 343. *A B a*) entsendet von Strecke zu Strecke lateral verlaufende kurze Quercanälchen (*b*), deren blindes, durch eine Einschnürung abgesetztes Ende (*c*) einen Blutgefässknäuel (Glomerulus) (*B*) einschliesst. Die Quercanälchen bilden die secre-

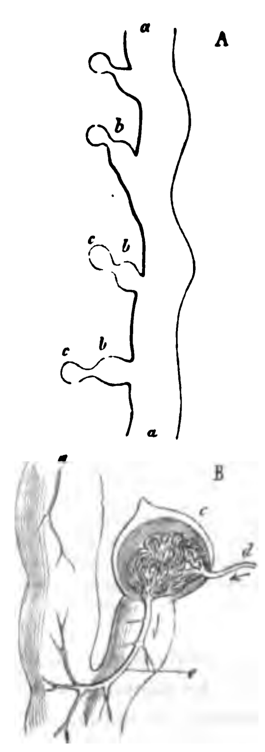


Fig. 343. *A* Ein Theil der Niere von Bdellostoma. *a* Harnleiter. *b* Harncanälchen. *c* Terminale Kapsel. *B* Ein Stück davon stärker vergrössert. *a*, *c* wie vorhin. In *c* ein Glomerulus, *d* eintretende, *e* austretende Arterie. (Nach J. Müller.)

torischen Apparate (Harncanälchen), der Urnierengang selbst erscheint hier als Sammelröhre, fungirt als Harnleiter. In voluminöserer Weise, allein mit ganz ähnlichem Verhalten der Harncanälchen, erscheinen die Nieren der Myxinen und Petromyzonten, die längs des hinteren Drittels der Leibeshöhle gelagert sind. Bei Beiden tritt der lateral verlaufende Harnleiter zum Bauchporus, bei den Petromyzonten, nachdem er sich mit dem anderseitigen zu einem unpaaren weiteren Abschnitte verbunden hat. Die Beziehung zu metameren Wimpertrichtern ist noch zu ermitteln.

Bei den Selachiern ist das primitive Verhalten nur auf frühe Entwickelungsstadien beschränkt. Die Urniere erstreckt sich längs der Dorsalwand der Leibeshöhle, aus discreten Canälchen angelegt, die mit Wimpertrichtern (Fig. 344 *i*) von der Bauchhöhle her beginnen. Jeder Trichtercanal setzt sich, nachdem er zur Aufnahme eines Glomerulus (*m*) sich abgezweigt hat, zum Urnierengange fort. Durch längeres Auswachsen stellt jedes dieser Canälchen ein durch Windungen gebildetes Läppchen (*r*) vor, so dass jede Niere aus einer Reihe solcher in den Urnierengang (*u*) sich sammelnder Knäuel zusammengesetzt wird. Der Urnierengang mündet in die Cloake. Sowohl am drüsigen Abschnitte dieser Niere wie an ihrem Ausführwege treten Veränderungen ein. Der vordere aus einer Anzahl Läppchen gebildete Abschnitt erfährt keine bedeutendere Ausbildung, welche dagegen dem hinteren zu Theil wird. Dieser gestaltet sich, aus einer verschieden grossen Anzahl primitiver Läppchen zusammengesetzt (13—14 bei Acanthias), zu einem voluminöseren Organe, in welchem auch eine Vermehrung der Canälchen durch Sprossung vorzukommen scheint. Dieser Theil behält seine Function als Niere, indess der vordere eine Rückbildung erleidet, und beim männlichen Geschlechte mit der Keimdrüse Verbindungen erlangt. Die Wimpertrichter (Nephrostomen) bestehen nur bei einem Theile der Haie fort, sie sind bei allen Rochen und vielen Haien verschwunden. Wo sie sich erhalten haben ist ihre Zahl reducirt.

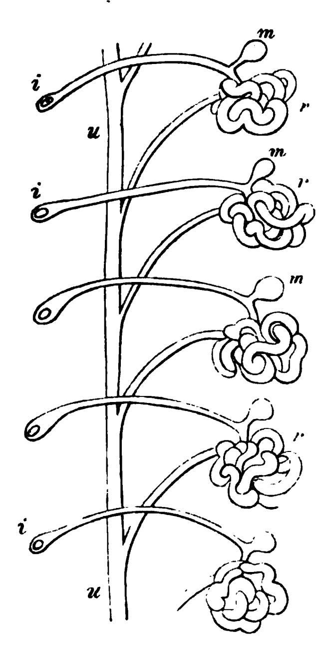


Fig. 344. Ein Abschnitt der Niere eines Acanthias-Embryo (Schema). *i* Wimpertrichter. *m* Malpighi'sche Körper. *r* Nierenläppchen. *u* Urnierengang.

Von den Veränderungen des primären Urnierenganges ist eine Spaltung desselben von grosser Wichtigkeit. Sie beginnt an seinem vorderen Ende und schreitet nach hinten, so dass an seiner Stelle dann zwei Canäle sich finden. Der eine davon beginnt mit dem vorderen Abdominal-

ostium des primären Ganges, und erscheint ferner ausser Beziehungen zur Niere. Es ist der Müller'sche Gang. Der andere Canal behält die Verbindung mit der Urniere bei, es ist der secundäre Urnierengang. Auch für den secundären Urnierengang bestehen Veränderungen, insofern er bei den Männchen zum Samenleiter wird. Die aus dem hinteren Nierenabschnitte kommenden Ausführgänge sammeln sich dann zu einem gemeinsamen Harnleiter, der in einen Sinus urogenitalis ausmündet, oder es führen mehrere Harnleiter mit getrennten Mündungen dorthin. Bei den Weibchen sind auch die aus dem vorderen abortiven Stücke der Urniere kommenden Ausführgänge mit dem Harnleiter verbunden.

Ganoïden und Teleostier lassen die Niere in ähnlichen Lageverhältnissen wahrnehmen. Die Urniere erscheint wesentlich dem Volum nach weiter entfaltet, und die Ausführwege lassen zwar jene Sonderungsvorgänge nicht in vollem Umfange erkennen, die bei den Selachiern eine bedeutende Complication hervorriefen, allein ein bei Ganoïden dem Ausführgange angefügter Trichter mit weitem abdominalen Ostium spricht für die eingeleitete Sonderung eines Müller-schen Ganges, so dass der Harnleiter nicht mehr dem primären Urnierengange entspricht.

Bei den Teleostiern tritt der secundäre Theil der Drüse am vorderen Abschnitte des Urnierenganges zuerst auf, und bildet jenen Abschnitt, der bei vielen bis zum Kopfe reicht (Kopfniere). Hieran schliesst sich der hintere später gebildete an. Das Ganze stellt ein compactes Drüsenorgan vor, welches vom Peritoneum überkleidet längs der Wirbelsäule sich hinzieht, in einzelnen Abschnitten mehr, in anderen minder ausgebildet. Eine Sonderung in Lappen wird meist durch voluminösere Entwickelung einzelner Abschnitte ausgedrückt. Die Ausführwege (Fig. 345. *u*) verlaufen bald an der vorderen Fläche, bald mehr am lateralen Rande und treten meist zu einem unpaaren Abschnitte zusammen, der unter oder hinter der Genitalöffnung mündet. An verschiedenen Stellen bieten die Ausführwege Erweiterungen, bald am gemeinsamen Abschnitte, bald am gesonderten; all' diese Gebilde fungiren zwar als »Harnblasen«, haben aber morphologisch mit der Harnblase der höheren Vertebraten keine Gemeinsamkeit.



Fig. 345. Nieren von Salmo fario. *R* Nieren. *u* Ureter. *v* Blasenartige Erweiterung. *ur* Ausführgang derselben. *rr* Venae renales revehentes. *d* Ductus Cuvieri. *s* Vena subclavia. (Nach HYRTL.)

Für die Nieren der Amphibien finden sich Anschlüsse an die bei Selachiern bestehenden Befunde. Bei allen spielen Wimpertrichter für die Anlage der Harncanäle eine Rolle. Aus den primären Harncanälen bilden

sich durch Aufknäuelung wiederum Läppchen. Bei den Cöcilien bleiben diese meist gleichartig, bei Urodelen und Anuren findet eine Ausbildung und Vermehrung der hinteren statt, so dass dieser Theil gegen den vorderen bedeutend überwiegt. An diesem Abschnitte ergibt sich zugleich eine ansehnliche Vermehrung der Wimpertrichter, welche eine persistente Einrichtung vorstellen. Der vordere Theil der Niere nimmt bei den Urodelen die Ausführgänge des Hodens auf, während bei Cöcilien und Anuren verschiedene Theile der Niere in dieser Verbindung stehen. Eine am primären Urnierengange auftretende Differenzirung lässt auch hier einen Müller'schen Gang und einen secundären Urnierengang entstehen (Fig. 348). Der letztere dient als Ausführweg für die Niere, wird Harnleiter bei den Cöcilien, Urodelen und allen weiblichen Anuren, indess bei den Männchen mancher der letzteren der primäre Urnierengang als solcher fortzufungiren scheint. Die Ausmündung findet selbständig in die Cloake statt.

Müller, W., Das Urogenitalsystem der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. IX. — Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Würzburg. II — Spengel, J. W., Das Urogenitalsystem der Amphibien. Ebenda. III.

§ 449.

Bei den Amnioten kommt die Urniere gleichfalls zur Ausbildung. Sie erstreckt sich zu einer gewissen Zeit der Entwickelung durch die Leibeshöhle, gegen welche sie von der dorsalen Wand her beiderseits vorragt. Der Urnierengang (Fig. 346 *ug*) ist auch hier das Erstgebildete. In ihn münden die Harncanälchen (*u*), die den drüsigen Theil des Organes vorstellen.

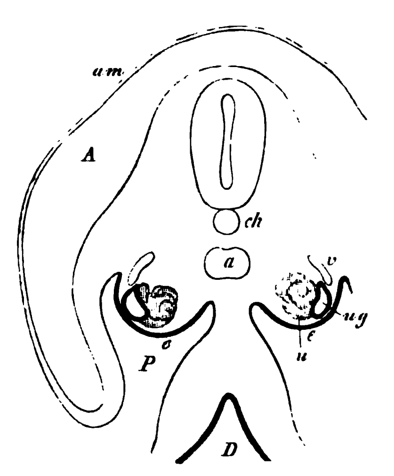


Fig. 346. Querschnitt durch den Embryo eines Vogels (Hühnchen). *A* Amnionhöhle. *am* Amnion. *ch* Chorda. *a* Aorta. *v* Cardinalvene. *u* Urniere. *ug* Urnierengang. *e* Keimepithel. *P* Pleuroperitonealhöhle. *D* Darmrinne.

Der stets in der gleichen Function bleibende hintere Abschnitt der Urniere hat sich bereits bei Selachiern, mehr aber noch bei einem Theile der Amphibien ausgebildet, sowohl durch Vermehrung der Harncanälchen, als auch durch Gewinnung selbständiger Ausführwege. Dadurch werden die bei den Amnioten bestehenden Verhältnisse angebahnt. Bei Reptilien schliesst sich das nachträglich entstehende Material von Harncanälchen zwar unmittelbar an den hinteren Theil der Urniere an (Lacerta), allein es verbindet sich nicht mit ihm zu Einem Organe, sondern stellt ein Neues vor, die bleibende Niere. Diese besteht hier noch eine Zeit lang mit der Urniere, hat aber

selbständige Ausleitewege (Ureteren) gewonnen, und übernimmt die Function der Urniere, in dem Maasse als diese sich rückbildet oder für den Genitalapparat verwendet wird. Bei den Vögeln scheint die Anlage der bleibenden Niere selbständig zu erfolgen, und noch mehr ist das für die Säugethiere der Fall. In der Würdigung dieser Verhältnisse erscheint also die sogenannte bleibende Niere der Amnioten als ein anfänglich an die Urniere sich anschliessendes, einen Theil derselben vorstellendes Organ, das sich allmählich sowohl räumlich als zeitlich von ihr sondert. Eine Anlage von Wimpertrichtern ist nicht bekannt geworden. Auch die Scheidung des Urnierenganges besteht nicht mehr wie bei den Anamnia, vielmehr besitzt der Müller'sche Gang eine gesonderte Anlage.

In Lage und Ausdehnung bieten die Nieren der Reptilien und Vögel manche an die Fische sich anschliessende Verhältnisse. Sie liegen weit nach hinten, der Cloake benachbart, nur bei den Schlangen weiter davon entfernt, und zugleich mehr in die Länge gestreckt. Durch die Bildung von Lappen bietet ihre Form grössere Mannichfaltigkeit. Bei den Vögeln sind sie in die Vertiefungen zwischen den Querfortsätzen der Sacralwirbel eingebettet, und zerfallen meist in drei zuweilen mit einander verbundene Abschnitte, die je einen verschiedenen Umfang erreichen können. Die Ureteren (Fig. 349 *u*) sind meist am Innenrande der Nieren gelagert, von Stelle zu Stelle grössere Harncanäle aufnehmend (Schlangen, Schildkröten), oder sie werden vom Nierenparenchym umschlossen, um meist erst am Ende des Organs hervorzutreten (Saurier, Crocodile). Bei den Vögeln verlaufen sie zum grossen Theil ausserhalb der Niere. Bei Allen münden sie gesondert in die Cloake aus, oder in einen auch die Geschlechtswege aufnehmenden Sinus urogenitalis.

Die Nieren der Säugethiere bieten nach der Sonderung der als »Nierencanal« bezeichneten Anlage vom Urnierengange mancherlei Veränderungen, besonders für die Mündung der Ureteren.

Die am blinden Ende des »Nierencanals« entstehenden Nieren treten nach ihrer Differenzirung hinter die Urnieren. Sie scheinen anfänglich eine glatte Oberfläche zu besitzen, welche mit der Ausbildung des drüsigen Parenchyms in einzelne Lappen uneben wird. In jedem Lappen treten die Harncanälchen auf einen papillenartigen Vorsprung zusammen, an welchen sich der gemeinsame Ausführgang des Lappens anschliesst. Er bildet die Nierenkelche, und deren Vereinigung das Nierenbecken, welches den Ureter hervorgehen lässt. Sehr zahlreich (gegen 200) sind die discret bleibenden Lappen bei den Cetaceen. Eine geringere Zahl besitzen die Pinnipedier. Auch bei vielen Carnivoren bleiben die Lappen getrennt (Ursus, Lutra), indess bei andern eine Verschmelzung der Lappen stattfindet. Dadurch erhalten die Nieren eine höckerige Oberfläche (z. B. bei Hyaena, Bos, Elephas). Dies ist für Andere ein gleichfalls vorübergehender Zustand, und mit völliger Verschmelzung der Corticalsubstanz der Lappen empfängt die Niere eine glatte Oberfläche,

an der wohl noch einzelne Furchen die ursprüngliche Trennung in Lappen andeuten. Im Innern der Niere dagegen erhält sich die Trennung mehr oder minder vollständig, und man findet die Zahl der ursprünglichen Lappen in den verschiedengradig verschmolzenen Papillen ausgedrückt. Die Verschmelzung kann auch mehrere oder sämmtliche Lappen betreffen, so dass eine viel geringere Zahl von Nierenpapillen besteht, die sogar in eine einzige zusammentreten können (Marsupialien, Edentaten, Nagethiere, manche Carnivoren und Primaten).

Die aus dem Nierencanale gebildeten Ureteren senken sich nach ihrer Trennung vom Urnierengange anfänglich in den in der Bauchhöhle des Embryo verlaufenden, mit der primitiven Beckendarmhöhle verbundenen Abschnitt der Allantois ein (Urachus). Dieser bildet sich allmählich in ein spindelförmig erweitertes Organ um, die Harnblase, während die Fortsetzung des Urachus zum Nabel, und von da in den Nabelstrang, obliterirt. Ersterer Abschnitt bildet das Ligamentum vesico-umbilicale medium. Die ursprünglich spindelförmige Gestalt der Harnblase erhält sich bei manchen Säugethieren (Robben), während sie bei anderen allmählich Modificationen erleidet, an welche Differenzen in den Einmündungsverhältnissen der Ureteren sich knüpfen. So öffnen sich die Ureteren bei vielen Nagern weit oben an der hinteren Blasenwand (Fig. 354. *C. u*).

Das fernere Verhalten der Ausführwege ist mit dem Geschlechtsapparate gemein und wird deshalb bei diesem Erwähnung finden.

Geschlechtsorgane.

§ 450.

Die Organe der Fortpflanzung sind bei den Wirbelthieren auf verschiedene Individuen vertheilt; die Trennung der Geschlechter ist Regel, von der jedoch bei den Fischen manche Ausnahme vorkommt. Auch in höheren Abtheilungen bestehen manche Einrichtungen welche auf Hermaphroditismus gedeutet sind. Es scheint mir aber, dass nur die Zeugungsstoffe für jenes Urtheil massgebend sein können, und nicht das Verhalten der Ausführwege, welche dem Geschlechtsapparat ursprünglich fremd sind.

Von den Zeugungsstoffen ist die erste Genese der männlichen bis jetzt noch wenig sicher ermittelt, dagegen ist die Abstammung der weiblichen aus der die Bauchhöhle auskleidenden Epithelschichte festgestellt. Damit erscheinen Verhältnisse wie sie bei Wirbellosen unter den Würmern bestehen. Bei Amphioxus bilden sich an zahlreichen Stellen der Leibeshöhle, oder in Räumen die mit letzterer zusammenhängen, follikelartige, von einer Schichte des Epithels umgebene, und Ausbuchtungen der letztern darstellende Gebilde, die als die Keimdrüsen sich darstellen. Die Eier entstehen hier zwischen indifferenten platten Zellen, welche zugleich das Stroma des Organes vorstellen. Auch in diesem Punkte

stellt Amphioxus den Cranioten sich ferner, denn bei diesen ist es eine ganz bestimmte und beschränktere Localität, welche den Keimdrüsen Ursprung gibt. Die epitheliale Auskleidung der Bauchhöhle behält an einer der Urnierenanlage entsprechenden Strecke länger als an anderen Stellen ihren ursprünglichen Charakter, und kann von jenen als Keimepithel unterschieden werden (Fig. 346. *e*). In grösserer oder geringerer Ausdehnung findet hier zur Seite des Mesenteriums durch Bindegewebswucherung eine faltenartige Erhebung statt, die Genitalfalte. Einsenkungen des Epithels stellen auf dieser die Anlage der Eier vor. Von einer einwachsenden Zellgruppe entfaltet sich eine Zelle zum Ei, die andern bilden eine das Ei umgebende Zellschichte, das Follikelepithel, welches mit der es umgebenden Bindegewebsschicht den Eifollikel bildet. Bald gibt jede Einsenkung des Keimepithels nur einem einzigen Follikel Entstehung, wie es bei den Anamnia sich trifft (Selachier), bald wuchern jene Zellgruppen weiter und bilden die Anlagen zahlreicher Follikel wie bei den Amnioten.

Die im Eifollikel um die Eizelle lagernden Zellen bleiben meist indifferent und tragen sowohl zur Ernährung des Eies wie zur Bildung der das Ei umgebenden Dotterhaut bei. Mehr oder minder bedeutende Modificationen betreffen theils das Ei, theils die dasselbe umgebenden Zellen des Follikels. Diese bilden unter gleichmässigem Wachsthume des Eies und des Follikels eine einfache epithelartige Schichte bei den Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Bei den Säugethieren dagegen vermehren sie sich bei relativ klein bleibender Eizelle und füllen eine Zeit lang den grössten Theil des Follikels aus. Unter Vergrösserung des letzteren entsteht allmählich in dessen Innern ein mit Fluidum gefüllter Raum, durch den die Zellschichte des Follikels an der Wandung sich ausbreitet (Membrana granulosa), wo sie an einer etwas verdickten Stelle das Ei umschliesst.

Die die Eizelle betreffenden Veränderungen gehen vom Dotter aus, und sind von einer Volumszunahme des Eies begleitet. Dieses trifft sich schon bei Teleostiern, deren Dotterkörnchen häufig bedeutende Veränderungen eingehen. Aehnlich verhalten sich die Eier der Amphibien. In höherem Grade findet Vermehrung und eigenthümliche Differenzirung der Dotterkörnchen in den Eizellen der Selachier, Reptilien und Vögel statt. Ihre Menge verleiht dem reifen Ei eine bedeutende Grösse.

Den männlichen Keimdrüsen dient die mit dem Keimepithel überkleidete Stelle gleichfalls als Bildungsstätte, aber es scheint, dass jenes Epithel nicht an dem Aufbau der Hoden direct betheiligt ist. Die erste Differenzirung der den Hoden zusammensetzenden Drüsenschläuche (Samencanälchen) ist noch unbekannt, und die Annahme ihrer Entstehung aus einem Theile der Urniere führt die Schwierigkeit herbei, jene Hodenbildungen zu erklären, die keinerlei Verbindung mit der Urniere eingehen.

Durch Differenzirungsvorgänge des Epithels der Samencanälchen entstehen die Formelemente des Sperma. Diese stellen bei allen

Wirbelthieren bewegliche, von einem verschieden gestalteten dickern Theile, dem sogenannten Köpfchen ausgehende Fäden vor. Das Köpfchen ist bald scheibenförmig oder elliptisch, wie bei vielen Säugethieren und Fischen, oder es ist langgestreckt bei Selachiern, Amphibien, Vögeln. Bei letzteren häufig korkzieherartig gewunden. Eine undulirende Membran zeichnet die Samenfäden mancher Amphibien (Salamandrinen und Kröten) aus.

§ 451.

Aus den als Genitalfalten bezeichneten Bildungen gehen die Keimdrüsen hervor. Bald ist es ein grösserer bald ein kleinerer Abschnitt der dadurch zum Ovarium oder zum Hoden sich gestaltet. Die Cyclostomen zeigen die einfachsten Befunde. Die Ovarien der Petromyzonten erscheinen als paarige, längs der Leibeshöhle sich erstreckende, vielfach gefaltete Lamellen, in denen die Eier entstehen. Aehnlich stellen sich die Hoden dar. Unpaar, der rechten Seite des Mesenteriums entspringend, trifft man die Keimdrüsen der Myxinen. Beiderlei Geschlechtsstoffe werden in die Leibeshöhle entleert, von wo sie durch den Abdominalporus nach aussen gelangen.

An diese Einrichtung schliessen sich bei manchen Teleostiern die Ovarien an, so z. B. bei den Salmonen, deren Eier gleichfalls in die Bauchhöhle gerathen und durch einen Abdominalporus entleert werden. Unter den Selachiern ist dasselbe noch bei Laemargus borealis der Fall, wobei den Ovarien bei geringerer Grösse der Eier eine bedeutende Ausdehnung zukommt. Bei den übrigen Fischen bestehen für beiderlei Geschlechter Ausführwege, die grösstentheils — vielleicht sämmtlich — durch die an der Urniere aufgetretenen Differenzirungen (vergl. § 448) hervorgingen.

Die Ganoïden stehen in dieser Beziehung auf einer niederen Stufe, indem ihre Keimdrüsen der directen Ausführwege entbehren, und ihre Producte in die Leibeshöhle gelangen lassen. Hier dient ein dem Müllerschen Gang homologer Apparat in beiden Geschlechtern der Ausleitung, indem dem Harnleiter (secundären Urnierengang) ein verschieden langer mit trichterförmiger Oeffnung versehener Canal angefügt ist, der die Geschlechtsproducte aufnimmt. Harn- und Geschlechtswege sind somit eine Strecke weit gemeinsam. Es muss diese Thatsache als von besonderer Wichtigkeit angesehen werden, denn wir lernen durch sie den Müllerschen Gang als eine auch im männlichen Geschlechte verwendete Einrichtung kennen. Das Auftreten dieses Ganges in beiden Geschlechtern gelangt damit zum näheren Verständniss, und man hat nicht nöthig die Existenz jener Organe bei dem männlichen Geschlecht von einer ursprünglich bestanden habenden Zwitterbildung abzuleiten, welche in jenem Zustande, wie er vorauszusetzen wäre, nicht erwiesen ist.

Aus den bei den Ganoïden waltenden Einrichtungen lassen sich zwei andere Befunde ableiten. Der eine trifft sich bei der Mehrzahl der Te-

leostier, der andere bei den Selachiern, und daran im Anschluss bei Amphibien und allen Amnioten.

Die männlichen Organe aller Teleostier und die weiblichen mit der oben berührten Ausnahme, erscheinen in Schlauchform. Die keimbereitende Stätte ist häufig auf eine Stelle des Schlauches beschränkt, und bildet von da aus je nach dem Ausbildungsgrade ihrer Producte eine mehr oder minder bedeutende Einragung. Die beiderseitigen Ausführgänge dieser Genitalschläuche (Fig. 347. *tt*) verbinden sich zu einem

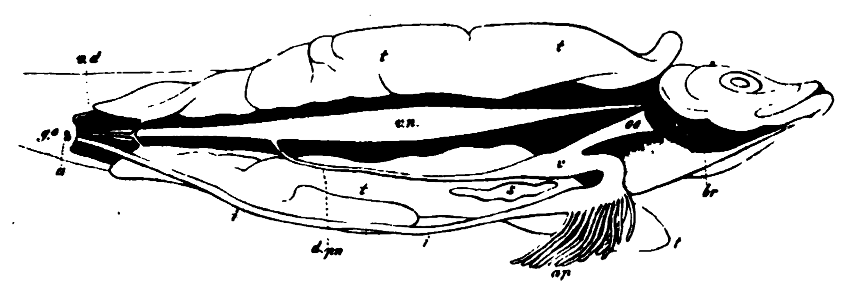


Fig. 347. Geschlechtsorgane und Darmcanal von Clupea Harengus. *oe* Oesophagus. *v* Magen. *ap* Appendices pyloricae. *i* Darm. *a* Afteröffnung. *sn* Schwimmblase. *d.pn* Luftgang, *s* Milz. *tt* Hoden. *vd* Ausführgang derselben. *g* Genitalporus. *br* Kiemen. (Nach Brandt.)

mit dem Genitalporus mündenden gemeinsamen Wege. Bei diesen Einrichtungen sind die Keimdrüsen in der Regel nicht durch den ganzen Apparat, sondern nur durch die an der Innenwand der Schläuche vorragenden, oft gelappt oder auch ramificirt erscheinenden Keimstätten vorgestellt. Deren Umhüllung bildet wahrscheinlich der sich schlauchförmig umgestaltende Müller'sche Gang, was übrigens noch ontogenetisch festzustellen ist.

Bei einer Anzahl von Teleostiern sind Zwitterbildungen beobachtet, indem dem Ovarialschlauch noch ein Hodenschlauch anliegt. Am bekanntesten in dieser Beziehung sind Arten der Gattung Serranus.

§ 452.

Unter den Selachiern hat sich die bei den Ganoïden bestehende Einrichtung für das weibliche Geschlecht erhalten und weiter ausgebildet. Die Keimdrüsen bilden sich meist nur an einer beschränkten Strecke der Genitalfalte aus, während der übrig bleibende Theil durch Wucherung des Stroma in ein eigenthümliches Gewebe (epigonales Organ) sich umwandelt. Die Ovarien sind in der Regel paarig, ziemlich weit vorne liegend. Bei manchen wird das linke rudimentär (Mustelus, Galeus, Scyllium, Pristiurus, Carcharias). Die aus den Müller'schen Gängen entstandenen langen Oviducte bilden mit ihren unter einander verschmolzenen abdominalen Ostien eine weite, der bedeutenden Grösse der aufzunehmenden Eier entsprechende Trichtermündung. Das hintere Ende

jedes Eileiters ist in einen durch grössere Weite und häufig auch durch stärkere Wandungen ausgezeichneten, bei den meisten als Uterus fungirenden Abschnitt differenzirt, der in die Cloake ausmündet. Die Sonderung eines drüsigen Abschnittes nahe am abdominalen Ende des Eileiters kommt den Selachiern wie den Chimären zu, deren Geschlechtsorgane, wie auch jene der Dipnoï, in den wesentlichsten Punkten übereinstimmen.

Die männlichen Organe werden in diesen Abtheilungen durch meist kleine Hoden repräsentirt, deren Ausführgänge mit dem vorderen Theile der Excretionsorgane sich in Verbindung setzten, so dass dieser Theil der Urniere sammt ihrem Ausführgange zum Geschlechtsapparate verwendet wird. Das Vas deferens begibt sich nach mehrfachen Windungen zur Cloake, nachdem es bei Chimära mit dem anderseitigen sich verbunden hat, und mündet meist mit dem Harnleiter gemeinsam in einen Sinus urogenitalis, der auf einem papillenartigen Vorsprunge in die Cloake sich öffnet. Vom Müller'schen Gange bleibt ein Rest mit dem Ostium abdominale bestehen, an der entsprechenden Stelle, wo dieser beim Weibchen sich findet. Auch vom hinteren Ende scheint bei Manchen eine Strecke in Verbindung mit der Cloake sich zu erhalten. In ansehnlicher Weise erhält sich der Müller'sche Gang bei Chimära. Theile der Hintergliedmasse sind bei den Männchen der Selachier und Chimären in Begattungsorgane umgewandelt (S. 511).

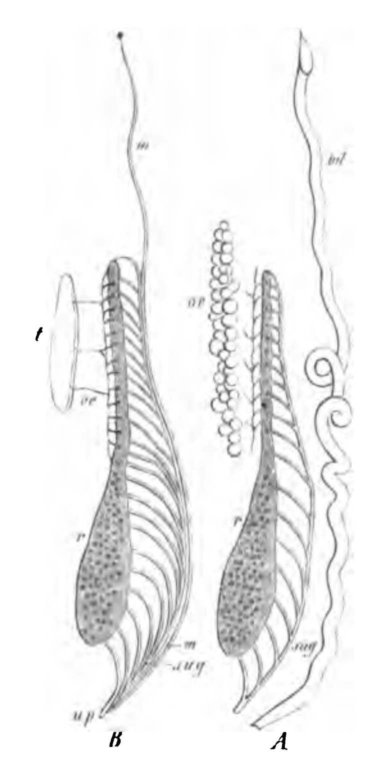


Fig. 348. Urogenitalsystem der Amphibien (Triton), Schema. *A* Weiblich. *B* Männlich. *r* Niere. Auf deren Oberfläche sind die Nephrostomen angedeutet. *sug* Harnleiter. *od* Oviduct. *m* MÜLLER'scher Gang. *ve* Ausführgänge der Hoden. *t* Hoden. *ov* Eierstock. *u* Urogenitalmündung. (Theilweise nach SPENGEL.)

Die Amphibien knüpfen bezüglich des Geschlechtsapparates enge an die Selachier an. Die Ovarien (Fig. 348 *A. ov*) bilden je nach der Zahl der in ihnen zur Reife kommenden Eier verschieden mächtige Lamellen, die in die Bauchhöhle einragen. Sie umschliessen bei den Urodelen einen Hohlraum, der bei den Anuren in mehrfache Räume getheilt ist. Der Müller'sche Gang bildet den Eileiter (*od*), der weit vorne mit trichterförmiger Oeffnung

beginnt und immer selbständig in die Cloake ausmündet. Zur Zeit der Geschlechtsfunction bietet er meist eine ansehnliche Vergrösserung dar, die sich auch in reichen Windungen ausspricht. Bei lebendig gebährenden Arten (Salamandra) fungirt der letzte Abschnitt des Eileiters als Uterus.

Die Hoden verhalten sich hinsichtlich ihrer Lage den Ovarien ähnlich. Sie stellen bald ein einheitliches Organ vor, bald bestehen sie aus einer Reihe grösserer oder kleinerer und darum auch zahlreicherer Körper. Letzteres ist bei manchen Cöcilien der Fall, während Andere Uebergänge zur einheitlichen Gestaltung darbieten. Ein longitudinaler Sammelgang nimmt die Ausführgänge der einzelnen Abschnitte des Hodens auf, und gibt wieder Quercanäle ab, welche ebensovielen primären Abschnitten der Niere entsprechen, und mit diesen sich verbinden. Die Niere ist somit Ausführweg des Sperma, welches durch den Harnleiter (secundärer Urnierengang) entleert wird. Auch bei den Anuren wird das Sperma aus dem Hoden durch ein zwischen diesem und der Niere liegendes Netz von Canälchen letzterer zugeleitet. Aber die aus dem longitudinalen Sammelgang in die Nieren eintretenden Canälchen durchsetzen die Niere, ohne mit Malpighi'schen Körperchen in Zusammenhang zu stehen, und münden direct in den Harnleiter. Nur Bufo macht eine Ausnahme, indem ein Zusammenhang der Vasa efferentia mit den Malpighi'schen Körperchen besteht. Die Urodelen lassen nur den vorderen Abschnitt der Niere (Genitalniere) in Verbindung mit dem Geschlechtsorgane erkennen. Aus einem im oder am Hoden (*B. t*) liegenden Sammelgange führen Quercanäle (*v. e*) durch das Mesorchium meist zu einem Längscanal, aus welchem wieder Canäle entspringen, die in den genannten Nierentheil einführen. Das Sperma durchläuft also nur einen bestimmten Abschnitt der Niere, und tritt nur durch die aus jenem kommenden Ausführgänge in den gemeinsamen Harnleiter über, der aus dem secundären Urnierengang gebildet ist. In dem Maasse als dieser Theil der Urniere der Harnsecretion entfremdet ist, wird er dem Geschlechtsapparate zugetheilt, so dass dann nur im Harnleiter eine Mischung beider Secrete stattfindet.

Der Müller'sche Gang persistirt auch bei den Männchen vorne frei, dann meist in dichtem Anschluss an den secundären Urnierengang. Er erscheint vollständig (*m*), sogar mit offenem Ostium abdominale, oder nur theilweise als Canal, und auf Strecken in einen soliden Strang umgewandelt. Am meisten ist das bei den Anuren der Fall, unter denen er jedoch bei Bufo sehr ausgebildet anzutreffen ist. Bei den Cöcilien ist der hintere Abschnitt in seiner Wand mit mächtig entfalteten Drüsen versehen, welche diesen Theil noch in Function erscheinen lassen.

An dem Hoden mancher Anuren (Bufo) liegt ein eigenthümliches, grosse, eiähnliche Zellen führendes Organ, welches früher als rudimentäres Ovarium gedeutet wurde. Es ist in seiner Bedeutung ebensowenig sichergestellt als die sogenannten Fettkörper, die bei Anuren am Vorderende der Keimdrüse angeheftet erscheinen.

Die Ausmündung des Geschlechtsapparates in die Cloake lässt diese auch bei der Geschlechtsfunction thätig sein. Bei weiblichen Urodelen (Salamandra) nehmen die Cloakendrüsen Sperma auf, und fungiren als Receptacula seminis. Bei den Cöcilien vermag die Cloake der Männchen vorgestülpt werden und dient als Organ der Begattung.

SEMPER, C., Urogenitalsystem der Selachier. — SPENGEL, Urogenitalsystem der Amphibien. l. c.

§ 453.

Die Anordnung des Geschlechtsapparates der Sauropsiden wiederholt in den Grundzügen das für die Amphibien Geschilderte, und zeigt dabei eine Weiterentwickelung jener Einrichtungen. Die Ovarien lagern als traubige Gebilde vor der Wirbelsäule, oder ihr zur Seite, und bilden je nach dem Reifezustande der in dieser Abtheilung sehr voluminösen Eier verschieden grosse Organe. Bei den Schlangen sind die Ovarien in verschiedener Höhe vertheilt. Das rechte grössere liegt meist vor dem linken. Die Vögel bieten eine Verkümmerung des rechten Eierstocks dar. Gleichmässig mit dem linken angelegt, bleibt er, indess der linke sich ausbildet, auf niederer Stufe stehen, und kann endlich ganz verschwinden. Rudimente davon finden sich bei Tagraubvögeln.

Die Oviducte entstehen wieder aus den Müller'schen Gängen und erscheinen im ausgebildeten Zustande als ansehnliche, meist gewunden verlaufende Canäle, die mit weitem abdominalen Ostium beginnen. Die Schleimhautauskleidung bietet zahlreiche Längsfalten und ist am unteren, auch mit stärkerer Muskelwand versehenen Abschnitte vom übrigen längeren Theile verschieden, besonders bei Vögeln durch bedeutendere Falten- und Zottenbildung ausgezeichnet. Diese Differenzirung des Eileiters entspricht der Verschiedenheit der Function der einzelnen Strecken, von denen die längere vordere das Eiweiss secernirt, indess vom dickwandigeren Endstücke die Schale gebildet wird. Dieser Abschnitt verbindet sich mittels einer kurzen engeren Strecke mit der Cloake. Der Rückbildung des rechtsseitigen Eierstockes entspricht bei den Vögeln die Rückbildung des gleichseitigen Oviductes, von welchem nicht selten Reste in der Nähe der Cloake angetroffen werden. Während Schlangen und Eidechsen mit den Vögeln die Ausmündungsstellen der Oviducte gemein haben, findet bei den Schildkröten die Mündung in den Hals der sogenannten Harnblase statt, dadurch erscheint ein Verhältniss vorbereitet, welches bei den Säugethieren typisch wird. Bei manchen Schlangen nimmt eine Ausstülpung der hinteren Cloakenwand die Ostien der Oviducte auf. — Hinter den Ovarien erhält sich (bei Eidechsen und Vögeln beobachtet) ein Rest der Urniere.

Vom männlichen Apparate lagern die meist ovalen Hoden durch eine Bauchfellfalte befestigt an der Wirbelsäule, bald vor, bald median von den Nieren. Ihr Volum steht mit dem Zustande ihrer Function in engem

Connex, was besonders bei den Vögeln hervortritt. Bei Schlangen nehmen sie eine den Ovarien entsprechende Lagerung ein. Die Vasa efferentia begeben sich zu einem meist nur aus wenigen Canälen bestehenden Nebenhoden, von dem ein Vas deferens sich zur Cloake erstreckt. In geradem Verlaufe findet es sich bei Crocodilen, zahlreiche kleinere Windungen beschreibt es bei Schlangen, Eidechsen und Vögeln, indess es bei den Schildkröten (Fig. 349. *e*) ein Convolut von Windungen darstellt. Sein Endabschnitt ist bei manchen Sauriern und Vögeln, sowie bei den Crocodilen erweitert.



Fig. 349. Harn- und Geschlechtsorgane einer Schildkröte (Chelydra serpentina). *r* Nieren. *u* Harnleiter. *v* Blase. *t* Hoden. *e* Nebenhoden und Vas deferens. *ug* Oeffnung des Urogenitalsinus in die Cloake. *cl* Cloake, von hinten geöffnet. *p* Ruthe. *s* Ruthenfurche. *re* Enddarm. *c c'* Blindsäcke der Cloake.

Die Vasa deferentia münden bei Eidechsen noch mit dem Harnleiter verbunden in die Cloake aus, bei den Cheloniern in einen Sinus urogenitalis, der durch den Hals der Harnblase gebildet wird. Die Ausmündestelle jedes Samenleiters befindet sich zuweilen auf einer papillenartigen Vorragung (Eidechsen, Vögel).

Vom Müller'schen Gange besteht ein Rudiment in Gestalt eines vom vorderen Ende des Nebenhodens nach vorn verlaufenden Fadens (Eidechsen), sowie auch noch Reste des nicht zum Nebenhoden verwendeten Theiles des vorderen Abschnittes der Urniere zu erkennen sind.

§ 454.

Bei den Säugethieren erleidet der Geschlechtsapparat durch Ausbildung der einzelnen Abschnitte der Ausführgänge und durch das Auftreten zahlreicher accessorischer Gebilde bedeutende Veränderungen. Beim weiblichen Apparate stehen diese zum grossen Theile mit den vom Embryo zum mütterlichen Organismus gewonnenen Beziehungen im Zusammenhang. Die geringere Ausprägung der letzteren bei Monotremen bedingt daher mindere Modificationen, und damit zugleich directe Anschlüsse an die niederen Abtheilungen der Wirbelthiere, speciell an die Sauropsiden. Die Oviducte (Fig. 350 *t*) münden getrennt in einen Sinus urogenitalis der mit der Cloake (*cl*) communicirt. Das untere Ende des Eileiters ist durch dickere Muskelwand ausgezeichnet, bildet einen Uterus (*u*) der aber

nur jenen Bildungen entspricht, die auch bei manchen Anamnien und Sauropsiden als Uterus fungiren.

Bei den Beutelthieren tritt eine äusserliche Verbindung der weiblichen Ausführgänge auf, von denen jeder: Eileiter, Uterus, sowie als neuen Abschnitt eine Scheide hervorgehen lässt, welche in den Sinus urogenitalis mündet. Der mit einem sehr weiten Orificium abdominale beginnende obere Abschnitt bildet ein Oviduct (Fig. 351 *od*), indess der folgende dickwandige einen Uterus (*u*) vorstellt. Jeder der beiden Uteri mündet mit einem papillenartigen Vorsprung in den äusserlich gemeinsamen Abschnitt, der



Fig. 350. Weibliche Geschlechtswerkzeuge von Ornithorhynchus. *o* Ende des Eileiters mit Ovarium. *t* Eileiter. *u* Uterus. *u'* Stelle, in welcher oben das Ostium des Uterus einragt und dicht darunter die Mündung des Ureters. *vu* Harnblase. *sug* Sinus urogenitalis. *cl* Cloake.

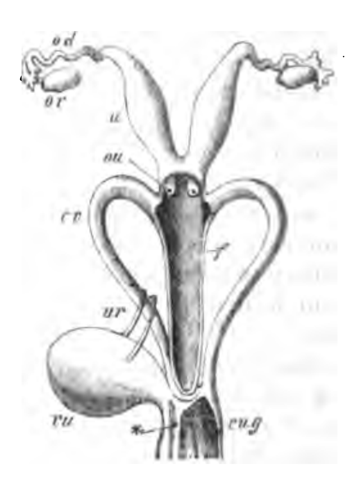


Fig. 351. Weibliche Geschlechtsorgane von Halmaturus, *ov* Ovarium. *od* Oviduct. *u* Uterus. *cv* Scheidencanäle. *cug* Sinus urogenitalis. *vu* Harnblase. *ur* Harnleiter. * Blasenmündung.

durch die Vereinigung der beiden Müller'schen Gänge entstand. Von diesem geht jederseits eine gebogen verlaufende Scheide ab (Didelphys) oder an der Stelle des Beginnes der Scheide findet sich ein nach hinten zu ausgesackter und innerlich durch eine mediane Scheidewand getheilter, oder in manchen Fällen auch ungetheilter Scheidenblindsack, von welchem aus die getrennt verlaufenden »Scheidencanäle« (*cv* henkelförmig gekrümmt zum Sinus urogenitalis (*cug*) verlaufen (Halmaturus).

Bei den monodelphen Säugethieren werden die Urnierengänge mit den Müller'schen Gängen zu einem gemeinsamen Strange (Genitalstrang) verbunden. Bei ihnen kommt die bei Halmaturus ausgebildete Verbindung der Ausführwege auf der Mitte ihres Verlaufs, während der Embryonalperiode an den Müller'schen Gängen vor. An diesen bildet sich eine Strecke weit eine Verschmelzung der Lumina, die vor und hinter dieser Stelle getrennt sind, und darin liegt eine Andeutung des gemeinsamen Sackes, der bei Beutelthieren die Scheidencanäle absendet. Die

Verschmelzung der Lumina schreitet aber bei den monodelphen Säugethieren gegen das Ende des Genitalstranges vor, und formt damit einen einfachen Canal (Canalis genitalis), der in den Sinus urogenitalis sich öffnet. Somit bestehen zwei von einander getrennt beginnende, aber dann in einen mehr oder minder langen unpaaren Abschnitt zusammentretende Canäle, die aus den getrennt angelegten Müller'schen Gängen hervorgingen. Durch verschiedenartige Differenzirung der Wandung einzelner Abschnitte entstehen die bereits bei den Beutelthieren unterschiedenen Theile, welche wesentlich durch die grössere oder geringere Ausdehnung der Duplicität Modificationen darbieten. Dem durch die Beziehungen zur Frucht vielen Anpassungen unterworfenen Uterus fallen die meisten Variationen zu. Zwei völlig getrennte Uteri münden in eine Scheide bei vielen Nagern (Lepus, Sciurus, Hydrochoerus etc.) und bei Orycteropus (Fig. 352 *A*). Bei anderen Nagethieren vereinigen sich beide Uteri nur auf einer kleinen Strecke zu einer gemeinsamen Ausmündung in die Scheide (z. B. Cavia, Coelogenys, Mus). Daraus gehen die Verhältnisse des Uterus der Insectivoren, Carnivoren, Cetaceen und Ungulaten hervor, bei denen ein einfacher Uterus in zwei getrennte Hörner ausläuft (*B*), die in die Oviducte sich fortsetzen. Unter Verlängerung des gemeinsamen Uteruskörpers erscheinen die Hörner verkürzt bei Chiropteren und Prosimiae, und bei den Affen ist wie beim Menschen ein einfacher Uterus (*C*) vorhanden, der jederseits einen Eileiter aufnimmt. Die Länge der Hörner des Uterus oder jene des gemeinsamen Uteruskörpers zeigt sich sehr verschieden, ebenso variirt auch die Länge der Scheide, deren Schleimhaut mannichfache Modificationen bietet. Eine Strecke weit behält die Scheide bei manchen Nagern (Lagostomus) die primitive Duplicität. Ihre Mündungsstelle in den Sinus urogenitalis ist zuweilen durch eine vergängliche, als Scheidenklappe (Hymen) unterschiedene Schleimhautfalte ausgezeichnet. Sie ist bei Widerkäuern, Carnivoren u. A. beobachtet, bietet aber erst bei den Affen die beim Menschen vorkommenden Verhältnisse. Der ursprünglich nur zur Ausleitung der Geschlechtsproducte dienende Müller'sche Gang ist also unter Eingehen bedeutender functioneller Aenderungen in drei Abschnitte gesondert, von denen nur der erste als Fallopi'sche Tuba die primitiven Verhältnisse bewahrt.

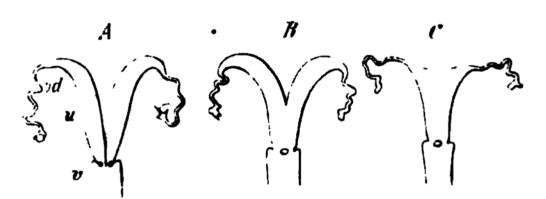


Fig. 352. Verschiedene Uterusformen *A*, *B*, *C*. *u* Uterus. *od* Eileiter. *v* Scheide.

Die meist wenig umfänglichen Ovarien besitzen je nach dem Verhalten der Eifollikel zum Stroma ovarii mannichfache Verhältnisse. Bei sehr vielen Säugethieren bieten sie eine traubige Form. Ihre primitive Lagerung bewahren sie selten, meist rücken sie weiter gegen das kleine

Becken hin oder treten mit den Eileitern sogar vollständig in dieses ein. Zu den letzteren oder vielmehr zu deren trichterförmig erweitertem Ostium abdominale besitzen sie immer nahe Beziehungen, indem ein Fortsatz des Ostiumrandes sich zum Ovar erstreckt. Die die Ovarien wie auch die Eileiter tragenden Bauchfellduplicaturen (Ligg. uteri lata) bilden nicht selten das Eileiterostium mit dem Ovar umschliessende Taschen (z. B. bei Carnivoren).

Von den Urnieren und ihren in den Genitalstrang mit eingeschlossenen Ausführgängen erhalten sich Reste an der Seite des Uterus oder in den die Ovarien mit dem Uterus verbindenden Peritonealduplicaturen. Reste der Urnierengänge bilden die sogenannten Gartner'schen Canäle, die bei Echidna die Uteri begleitend, in den Sinus urogenitalis münden, sonst nur auf Strecken bestehen. Ein in der Nähe der Ovarien liegendes Urnierenrudiment wird als Nebeneierstock bezeichnet.

§ 455.

Am männlichen Geschlechtsapparate der Säugethiere finden sich die Hoden anfänglich in gleicher Lage wie die Ovarien, am inneren Rande der Urnieren. Vom Urnierengange aus erstreckt sich ein Strang zur Leistengegend der Bauchwand (Leitband). Nach erfolgter Verbindung eines Theiles der Urnieren mit dem Hoden stellen erstere den Nebenhoden vor. Der Urnierengang ist wie beim weiblichen Geschlechte mit dem Müller'schen Gange zu einem Genitalstrang verbunden, welcher zu dem aus dem untersten Abschnitte der Allantois entstandenen Sinus urogenitalis tritt. Er bildet das Vas deferens, indess der Müller'sche Gang verkümmert, und meist nur mit seinem Endabschnitte in ein bleibendes, einem Sinus genitalis entsprechendes Organ, dem sogenannten Uterus masculinus, übergeht, dessen Oeffnung in den Canalis urogenitalis in der Regel zwischen den Mündestellen der Samenleiter liegt.

Der in dieser Weise gestaltete Apparat zeigt an allen seinen Theilen mannichfache Modificationen. Die Hoden bleiben nur bei den Monotremen fast ganz in ihrem ursprünglichen Lagerungsverhältnisse vor den Nieren. Wenig nach abwärts gerückt oder unterhalb der Nieren gelagert sind sie bei den Walthieren, bei Hyrax, beim Elephanten und verschiedenen Edentaten zu treffen. Bei Anderen findet man sie in der Leistengegend der Bauchwand, durch welche sie hindurchtreten (bei vielen Nagern, den Kamelen, und manchen Carnivoren [Lutra, Viverra]). Endlich gelangen sie bei Anderen durch den Leistencanal weiter von der Bauchwand herab in eine vom Integumente gebildete Aussackung, das Scrotum. Der bei der Wanderung des Hodens in das Scrotum, von dem mit dem herabsteigenden Hoden auswachsenden Peritonaeum gebildete Raum (Canalis vaginalis) bleibt bei den meisten Säugethieren offen, und lässt so einen den Hoden umgebenden Hohlraum mit der Bauchhöhle communiciren. Mit dem Herabsteigen des Hodens durch den Leistencanal hat der-

selbe Theile der Bauchwand vor sich hergestülpt. Bei offen bleibendem Scheidencanal vermag der Hoden wieder in die Bauchhöhle zurückzutreten, was bei vielen Säugethieren gewöhnlich zur Brunstzeit eintritt (z. B. bei Marsupialien, Nagern, Chiropteren, Insectivoren u. A.). Eigenthümlich ist die Lage des Scrotums bei Beutelthieren vor der Geschlechtsöffnung. Es ist eine selbständige Bildung, während bei den Monodelphen die Umgrenzung der primitiven Urogenitalöffnung dazu verwendet wird.

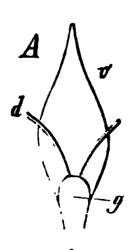
Das untere Ende des Vas deferens (Fig. 353 *d*) erhält sich einfach bei Monotremen und Beutelthieren, Carnivoren und Cetaceen. Sonst gehen von ihm Drüsenbildungen aus, die man als »Samenblasen« bezeichnet, weil sich das Sperma in ihnen ansammeln kann (*gl*). Diese Organe sind sehr entwickelt bei Insectivoren und vielen Nagern, bei ersteren häufig in mehrere grosse Lappen getheilt, bei letzteren mehr durch Länge und Ausbuchtungen ausgezeichnet. Auch der Endabschnitt des Vas deferens ist häufig drüsig gebaut.



Fig. 353. *I* Harn- und Geschlechtsorgane von Cricetus vulgaris. *R* Niere. *u* Ureter. *v* Harnblase. *T* Hoden. *Sp* Vasa spermatica. *d* Vas deferens. *gl* Samenbläschen. *gl' gl"* Prostatadrüsen. *m* Muskulöser Theil des Sinus urogenitalis. *ic* Corpus cavernosum penis. *bc* Corp. cav. urethrae. *c* COWPER'sche Drüsen. *t* TYSON'sche Drüsen. *p* Praeputium. *g* Plans penis. *II* Blasenhals und Anfang des Sinus urogenitalis von vorne geöffnet. * Mündung der Ductus ejaculatorii. *III* Glans penis von vorne gesehen.

Ausser den Samenleitern, deren die Samenbläschen aufnehmender kurzer Endabschnitt als Ductus ejaculatorius bezeichnet wird, münden bei manchen Säugethieren Rudimente der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis. Sie bestehen entweder aus einer einfachen oder paarigen Ausbuchtung, die einem rudimentären weiblichen Sinus genitalis oder vielmehr dem Scheidentheil desselben entspricht, daher die Bezeichnung als Uterus masculinus wenig genau ist. Zuweilen ist ein Abschnitt davon dem männlichen Sinus genitalis angehörig, indem die Samenleiter in ihm zur Ausmündung gelangen. Am ansehnlichsten sind diese Gebilde bei Nagern (Fig. 354 *g*), doch fehlen sie auch Anderen nicht ganz, und werden beim Menschen durch die Vesicula prostatica vorgestellt.

Der Canalis urogenitalis ist endlich noch mit anderen Drüsenorganen ausgestattet, den Prostatadrüsen. Diese können einen bedeutenden Umfang erreichen, als paarige gelappte Bildungen sich darstellend (Nager, Elephas, Insectivoren [Fig. 353. *gl' gl''*]), oder sie sind durch zahlreiche kleinere Schläuche gebildet, die durch Schichten glatter Muskelfasern zu einer der Wandung des Canalis urogenitalis angefügten Masse vereinigt sind. Durch Ausbildung der auch sonst diesen Drüsen zukommenden Muskulatur gestaltet sich die Prostata zu einem ringförmigen Körper.



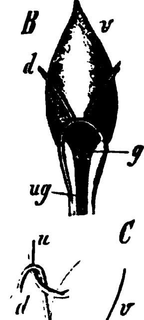


Fig. 354. Canalis urogenitalis mit Harnblase von Lepus cuniculus. *A* Von hinten. *B* Hintere Wand des Uterus masculinus geöffnet. *C* Seitliche Ansicht. *v* Harnblase. *u* Ureter. *d* Samenleiter. *g* Sinus genitalis. *ug* Canalis urogenitalis.

§ 456.

Die Vereinigung der Ausführwege des Harn- und Geschlechtsapparates mit dem Endstücke des Darmcanals in den bereits oben (S. 587) als »Cloake« bezeichneten Raum findet sich in den unteren Abtheilungen verbreitet, es ist aber fraglich, ob dieses als primitiver Zustand anzusehen ist, denn es könnte als solcher auch die getrennte Ausmündung der Urogenitalorgane und des Tractus intestinalis gelten, wie sie bei Cyclostomen, Ganoïden und Teleostiern besteht. Die Afteröffnung findet sich da vor den Urogenitalmündungen gelagert, doch kommt, besonders bei Ganoïden deutlich, eine diese Oeffnungen aufnehmende Vertiefung zu Stande, welche bereits die Andeutung einer Cloake abgibt. Diese ist bei den Selachiern ausgeprägt, und die sonst hinter der Afteröffnung liegenden Mündestellen des Urogenitalapparates finden sich hier an der dorsalen Wand der Cloake.

Dieses Verhältniss bleibt von da an allgemein, und eine Cloake besteht bei Amphibien, Reptilien und Vögeln in ziemlich gleichmässigem Verhalten, bei den letzteren mit einer der Hinterwand angefügten Ausstülpung, der Bursa Fabricii (Fig. 333 *b*) ausgestattet. Für die Säugethiere muss die Cloake gleichfalls als ein gemeinsames Erbstück gelten, das aber nur bei den Monotremen wenig modificirt fortbesteht, indess es den übrigen wichtige Umbildungen eingeht. Von diesen ist die schon bei den Amphibien spurweise beginnende Betheiligung an der Sonderung der Begattungsorgane bemerkenswerth, und den Abschluss dieser Vorgänge bildet die Herstellung einer vom After gesonderten Urogenitalöffnung. Von anderen von der Cloake aus differenzirten Organen muss die Allantois hervorgehoben werden, welche von der Vorderwand der Cloake resp. des sie darstellenden Theils der primitiven Enddarmhöhle entsteht. Bei Lepidosiren und den Amphibien bildet dieses Organ ein durch einen

kurzen Stiel von der vorderen Cloakenwand entspringendes, bei den letzteren meist in zwei vordere Ausbuchtungen verlaufendes Gebilde, welches frei in der Leibeshöhle liegt. Man bezeichnet es als Harnblase, als welche es auch zu fungiren scheint, obschon die Ureteren entfernter von ihm münden. Auf seinen dünnen Wandungen verbreiten sich Blutgefässe, davon die Arterien von jenen des Beckens stammen, die Venen zur Pfortader gehen.

Bei den Amnioten empfängt dies Organ während der embryonalen Entwickelung eine bedeutende Ausbildung, und wird zu einem voluminösen, weit über die Embryonalanlage hinauswachsenden, reiche Gefässverzweigung tragenden Sacke, welcher den vom Amnion umschlossenen Embryo umhüllt. Bei den Reptilien und Vögeln bildet er sich allmählich mit dem Schlusse der Bauchwand zurück und verschwindet gänzlich. Nur bei den Eidechsen und Schildkröten erhält sich der in der Bauchhöhle befindliche Theil der Allantois, und erweitert sich zu einem nach beiden Seiten ausgebuchteten Sacke (Fig. 349 *v*).

Anders gestaltet sich dieses Organ bei den Säugethieren in seinen Beziehungen zum sich entwickelnden Organismus. Es wächst wie bei Reptilien und Vögeln zu einer Blase aus, die durch einen engen, im Nabelstrange verlaufenden Stiel mit der Beckendarmhöhle communicirt. Der in der Leibeshöhle verlaufende Abschnitt des Stieles (Urachus) wandelt sich zum Theil in ein Band (Lig. vesico-umbilicale medium), zum Theil in die Harnblase und zum Theil in einen Sinus urogenitalis um, indem die Mündungen der Geschlechtsausführwege auf ihn übertreten. Bei Monotremen und Marsupialien scheint der peripherische Abschnitt sich ähnlich wie bei Reptilien und Vögeln zu verhalten, indess er bei anderen Säugethieren zur Bildung des »Chorion« beiträgt, welches sich vermittelst zottenartiger Erhebungen mit der Schleimhaut des Uterus verbindet. Durch weitere Entwickelung jener blutgefässhaltigen Zotten kommt fötales Blut in dem von der Allantois gebildeten Chorion zur peripherischen Vertheilung. Dieses tritt in Wechselwirkung mit dem in der Uterusschleimhaut vertheilten Blute, tauscht mit diesem Stoffe aus. Durch innigere Verbindung mit Abschnitten der Uterusschleimhaut entsteht eine Placenta, bei der wieder je nach der Art und Ausdehnung der Verbindung des Chorion mit der Uterusschleimhaut und nach den Modificationen der letzteren mannichfache Verschiedenheiten entstehen.

§ 457.

Eine andere Reihe von Differenzirungsproducten der Cloakenwand stellen die Begattungsorgane vor. Während bei den Selachiern dem Geschlechtsapparate fremde Organe — Abschnitte der Hintergliedmassen — zu Organen der geschlechtlichen Copula verwendet werden, und sich dem entsprechend modificiren, beginnt, bei den Amphibien durch eine innerhalb der Cloake vorragende Papille spurweise angedeutet, die Differen-

zirung neuer Organe. Diese sind nach **zwei Grundformen** zu unterscheiden, davon eine die Organe mit der hinteren Cloakenwand in Verbindung zeigt, die andere dagegen mit der vorderen.

Die eine davon herrscht bei Eidechsen und Schlangen. Die Begattungsorgane erscheinen zuerst als äussere Anhänge dicht hinter der Cloake und werden später schlauchförmig eingestülpt (Fig. 355 *p*), um erst bei der Begattung hervorzutreten. Im ausgestülpten Zustande läuft jedes dieser Organe in zwei mehr oder minder stumpfe Enden von verschiedener Form aus. Auf der lateralen Seite verläuft eine etwas spiralig nach hinten, dann median gerichtete Rinne von der Cloake her und dient zur Ueberleitung des Sperma. Von den Muskeln sind die am blinden Ende der Schläuche inserirten Rückzieher die ansehnlichsten. Nahe an der Wurzel der Schläuche münden Drüsen (*gl*) aus.

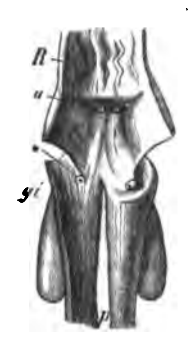


Fig. 355. Cloake von **Python**, von vorne her geöffnet. *R* Enddarm. *u* Ureterenmündungen. *gl* Drüsen, bei * ausmündend. *p* Penisschläuche, der eine der Länge nach geöffnet.

Die zweite Grundform umfasst mehrfach verschiedene aber stets von der vorderen Cloakenwand ausgehende Bildungen, die als Modificationen einer und derselben Einrichtung anzusehen sind. Eine Form dieser Organe findet sich bei den meisten Ratiten, dann bei Penelopiden und Schwimmvögeln (Anser). Sie besteht in einem durch zwei fibröse Körper gestützten Rohre, welches ausgestülpt eine aus der Cloake leitende Rinne bildet. Ein elastisches Band bewirkt die Retraction des Endstückes des Organes.

Eine andere Form ist bei Schildkröten und Crocodilen sowie bei Struthio repräsentirt, und wird durch die mangelnde Ausstülpbarkeit von der vorigen unterschieden. Das Organ hat gleichfalls zwei eng mit einander verbundene von Schleimhaut überkleidete fibröse Körper zur Grundlage (Fig. 349 *p*). An der dorsalen Fläche befindet sich zwischen beiden eine Rinne (*s*), die bei Crocodilen und Schildkröten am Anfange, beim Strausse längs ihrer ganzen Ausdehnung mit cavernösem Gewebe ausgekleidet erscheint. Indem dieses Gewebe vorn am Ende der fibrösen Körper (beim Strausse aus der Fortsetzung eines elastischen dritten Körpers, der unter den beiden fibrösen liegt, hervorgegangen) reichlicher wird, bildet sich ein schwellbarer Wulst, der eine Ruthe vorstellt. Besondere an die fibrösen Körper sich inserirende Muskeln wirken als Rückzieher der Ruthe, die bei Struthio noch eigene Hebemuskeln besitzt und in einer Ausbuchtung der Cloake geborgen wird.

Der zweiten Grundform gehören auch die Begattungsorgane der Säugethiere an, unter denen die Monotremen sich schärfer von den übrigen sondern. Ihre Begattungsorgane bestehen aus einem, von zwei Schwellkörpern gebildeten kurzen Penis, der in einer in die Cloake einmündenden Tasche liegt. Vermittelst eines Muskels kann dieser dem Urogenital-

canal genähert werden, und durch eine an seiner Wurzel in der Nähe der Mündung des Sinus urogenitalis befindliche Oeffnung Sperma aufnehmen. Aus einer einseitigen Differenzirung eines Theiles der Cloakenwand hervorgegangen tritt dieses Organ ausschliesslich in Beziehungen zum Geschlechtsapparate, indess der Harn durch die Cloake seinen Abfluss findet.

Mit der Sonderung der Cloakenmündung in zwei Oeffnungen erlangen die Begattungsorgane engere Beziehungen zum Sinus urogenitalis. Während des embryonalen Zustandes beginnt um die Cloakenöffnung eine Falte sich zu erheben, und an der vorderen Wand der Cloake wächst ein Höcker hervor, der auf seiner hintern Fläche eine zur Mündung des Urogenitalcanals führende Rinne trägt. Bei fortschreitendem Wachsthume des Embryo wird die Cloake seichter, und die Scheidewand zwischen der Oeffnung des Enddarms und dem aus dem unteren Ende des Urachus gebildeten Canalis urogenitalis tritt schärfer hervor. Endlich finden sich die früher im Grunde der Cloake befindlichen Oeffnungen an der Oberfläche. Die vordere an der Basis des Genitalhöckers gelegene Spalte bildet die Mündung des Sinus urogenitalis, die hintere Oeffnung stellt den Anus vor. Bei vielen Säugethieren bleiben beide Oeffnungen nahe bei einander und werden sogar noch von gemeinsamer Hautfalte umzogen, und beim weiblichen Geschlechte bildet die Nachbarschaft beider Orificien die Regel. Am meisten ist dies bei Beutelthieren (wo noch ein gemeinsamer Sphincter für Anus und Urogenitalöffnung besteht) und bei Nagern der Fall, findet sich bei diesen sogar noch beim männlichen Geschlecht verbreitet.

§ 458.

Der Sinus urogenitalis bietet in beiden Geschlechtern verschiedene, aus den Functionen des betreffenden Geschlechts hervorgegangene Ausbildungszustände. Beim männlichen Geschlechte wächst der Sinus urogenitalis mit dem Genitalhöcker in einen engeren, aber meist langen Canal (die sogenannte Harnröhre, Urethra) aus, mit dessen Wandungen sich Schwellorgane verbinden. Sie stellen den Penis dar. Sowohl für dieses Organ als für seine Schwellkörper bestehen beim weiblichen Geschlechte die gleichen nur minder mächtig entwickelten Theile, durch welche ein dem Penis entsprechendes Organ, die Clitoris, gebildet wird.

Die Schwellorgane werden bei den Beutelthieren durch zwei aus dem Genitalhöcker hervorgegangene, den Canalis urogenitalis umfassende Gebilde hergestellt, die theilweise mit einander verschmelzen, bei Einigen auch an ihrem freien Ende getrennt sind (Fig. 356 *a b*) und mit diesem die Eichel des Penis bilden. Der Canalis urogenitalis setzt sich auf jede Hälfte als eine Rinne (*s*) fort, die bei Aneinanderschliessen beider einen Canal herstellen kann. Bei Anderen (Halmaturus) verbinden sich diese Schwell-

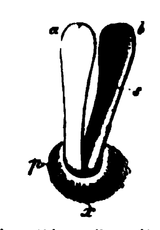


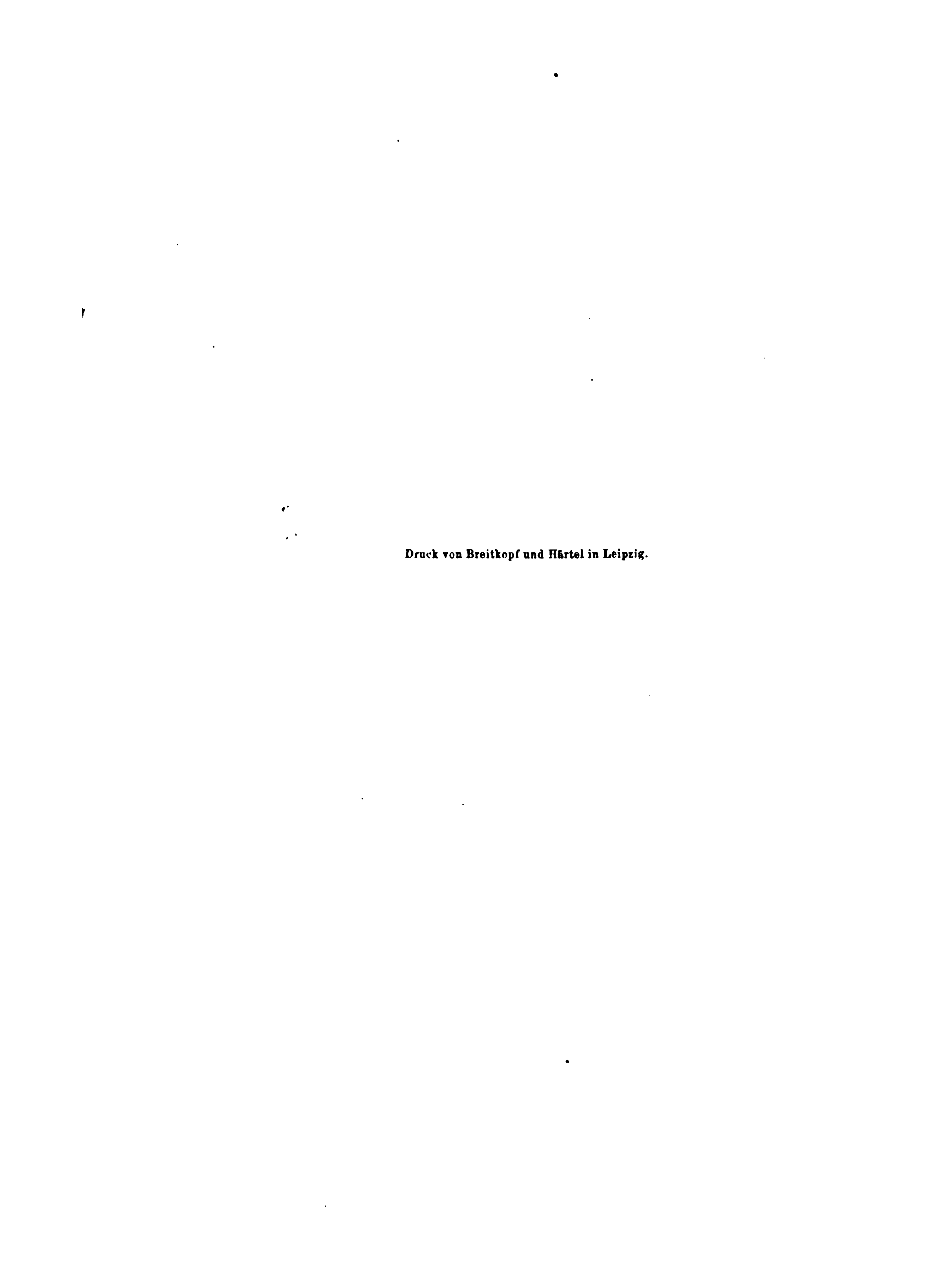
Fig. 356. Gespaltener Penis von Didelphys philander. *a b* Hälften der Eichel. *s* Furche auf der Innenfläche derselben. *x* Umgebung des hinter der Vorhautöffnung gelegenen Afters. (Nach OTTO.)

körper mit zwei anderen und begrenzen, mit ihnen einen cylindrischen Penis bildend, den Urogenitalcanal. Die erst erwähnten Schwellkörper verschmelzen bei den übrigen Säugethieren meist sehr frühzeitig zu einem, den Urogenitalcanal (Urethra) umfassenden Corpus cavernosum urethrae, dessen vorderstes, sehr verschieden gebildetes Ende die Eichel vorstellt. Die beiden anderen Schwellkörper (Corpora cavernosa penis), bei Beutelthieren noch ohne festen Zusammenhang mit dem Becken, gewinnen Verbindung mit den Sitzbeinen und verlaufen über dem Corpus cavernosum urethrae, ohne in die Wand des Canalis urogenitalis einzugehen. Bei den meisten Säugethieren erstreckt sich der so zusammengesetzte Penis von der Schambeinfuge längs der Medianlinie des Bauches nach vorne, und endet mehr oder minder weit vom Nabel entfernt; bei Anderen (Chiroptera, Primates) ist er frei und hängt von der Schambeinfuge herab. In beiden Zuständen bildet das Integument einen Ueberzug des Penis, der vorne eine auf die Eichel sich umschlagende Duplicatur, das Praeputium, vorstellt.

Beim weiblichen Geschlechte erreicht der Genitalhöcker niemals die Ausbildung, die er beim männlichen Geschlechte erlangt, er stellt die Clitoris vor, die auf ihrer unteren Fläche die von seitlichen Falten begrenzte Oeffnung des Sinus urogenitalis trägt. Meist ist die embryonale Entfaltung der Clitoris bedeutender als im erwachsenen Zustande, indem sie aus der Schamspalte ragt, und später in dieselbe zurücktritt. Doch setzt bei manchen Affen (Ateles) die Clitoris ihre Ausbildung fort, und gestaltet sich zu einem umfänglichen Organe. Zwei Schwellkörper (Corpora cavernosa urethrae) liegen in der Wand des Sinus urogenitalis und umfassen denselben bis zur Clitoris, welcher ebenfalls ein Schwellkörperpaar zu Grunde liegt. Meist ist das Ende der Clitoris mit einer Eichel ausgestattet, über welche gleichfalls ein Praeputium sich hinwegschlägt. Einzelne dieser Organe besitzen eine besondere Muskulatur die grossentheils wie die Muskeln der Schwellkörper aus einem gemeinsamen Schliessmuskel der Cloake sich gesondert haben, wie sich noch bei Beutelthieren erkennen lässt. Dazu treten bei vielen Säugethieren noch Hebemuskeln und Retractoren des Penis.

In den Sinus urogenitalis beider Geschlechter münden Drüsenorgane ein. Von solchen finden sich ausser den (S. 646) erwähnten Prostatadrüsen noch andere, die bald einfach, bald mehrfach, bis zu vier Paaren (Beutelthiere) vorkommen und am Anfang des Penis liegen (Fig. 353. *c*). Sie verbinden sich als Cowper'sche Drüsen mit dem vom Schwellkörper umschlossenen Abschnitt. Bei Manchen hat man sie vermisst (Cetaceen, Carnivoren). Beim weiblichen Apparat münden sie in den Scheidenvorhof aus (Duverney'sche oder Bartholin'sche Drüsen). — Der Vorhaut angehörige Drüsen (Tyson'sche Drüsen) entwickeln sich bei manchen Säugethieren zu ansehnlichen Apparaten, besonders bei Nagern, unter denen die von Castor am meisten entfaltet sind (Fig. 353 *t*).

Register.



Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

